

INSECTES SOCIAUX

UNIVERSITY OF HAWAII
LIBRARY
APR 6 '55

1957

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX



COMITÉ DE RÉDACTION

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, C. D. MICHENER, A. RAINIER, T. UCHIDA

Volume II - Janvier 1955 - Numéro I

MASSON & Cie, ÉDITEURS - PARIS

INSECTES SOCIAUX

Revue consacrée à l'étude de la Morphologie, de la Systématique et de la Biologie des Insectes sociaux.

Publiée sous les auspices de

L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

COMITÉ DE RÉDACTION

- P. H. CHRISTENSEN, Universitetets Institut for almindelig Zoologi, Universitetsparken 3, Copenhagen, Denmark.
- K. GÖSSWALD, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, Würzburg, Röntgenring 10, Würzburg, Deutschland.
- P.-P. GRASSÉ, Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e, France.
- C. JUCCI, Istituto di Zoologia « L. Spallanzani », Pavia, Italia.
- C. D. MICHENER, Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas (U. S. A.).
- A. RAIGNIER, 11, rue des Récollets, Louvain, Belgique.
- T. UCHIDA, Zoological Institut Faculty of Sciences, Hokkaido University Sapporo, Japan.

PRIX DE L'ABONNEMENT POUR 1954

France et Union Française : **3 000 frs.**

Étranger { Dollars U. S. A. : **9,25.**
 { Francs Belges : **460.**

Également payable au cours officiel
dans les autres monnaies.

Prix spécial pour les membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux.

France et Union Française : **2 000 frs.**

Étranger { Dollars : **5,75.**
 { Francs Belges : **286.**

Règlement : a) Chèque sur Paris d'une banque officielle.
 b) Virement par banque sur compte étranger.
 c) Mandat International.

ADMINISTRATION

MASSON et C^{ie}, Éditeurs

120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

o o

SECRÉTAIRE

M. G. RICHARD

105, Boulevard Raspail, PARIS-VI^e

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

SOMMAIRE

Mémoires originaux.

Studies of Caste Differentiation in <i>Myrmica Rubra</i> L. 2. The Growth of workers and intercastes, by M. V. BRIAN.....	1
Influence des reines mortes sur le développement ovarien de jeunes ouvrières d'abeilles, par JANINE PAIN.....	35
Stehen erkrankungen und Totenfall der bienen im Winter im Zusammenhang mit Witterungsfaktoren, von LEOPOLD SCHUA	45
Les réactions des abeilles à l'humidité, par HENRI VERRON.....	57
Eine neue Termitenart aus Vorderasien, von HERBERT WEIDNER.....	63

Nouvelles de l'Union.

Liste alphabétique des membres de l'Union internationale pour l'étude des Insectes sociaux	69
Program to be sponsored by the north american section, U. I. E. I. S., at the annual meetings of the American Association for the advancement of Sciences, 1954, University of California, Berkeley, Calif.....	80
Compte rendu de la Réunion de la Section française de l'U. I. E. I. S. (17 novembre 1954).....	81
Travaux publiés par des membres de l'Union.....	83

INSECTES SOCIAUX

BULLETIN DE L'UNION INTERNATIONALE
POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

Comité de Rédaction :

P. H. CHRISTENSEN, K. GÖSSWALD, P.-P. GRASSÉ,
C. JUCCI, C. D. MICHENER, A. RAIGNIER, T. UCHIDA

TOME II

Nº I

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
120, boulevard Saint-Germain, PARIS-VI^e

1955

AVANT-PROPOS

INSECTES SOCIAUX a maintenant un an. A cette occasion, le secrétaire désire remercier tous ceux qui ont contribué à créer notre Revue. Sans doute ne furent-ils pas toujours satisfaits de la présentation du texte ou des délais de correction qui leur étaient impartis, mais ils ne se sont pas rebutés et nous leur en sommes infiniment reconnaissants.

Au cours de l'année qui commence, nous nous efforcerons de remédier aux erreurs passées et, dans ce but, nous serons toujours heureux de recevoir critiques et suggestions.

Nous désirons accorder de plus longs délais pour la correction des épreuves. Mais, pour réaliser ce vœu, il est nécessaire que les manuscrits nous parviennent suffisamment à l'avance. Pour cette raison, le secrétaire se permet de rappeler aux membres de l'Union qu'il attend toujours avec impatience les notes originales ou les analyses de travaux de ses collègues.

Bien que consacrant un premier succès, les 250 abonnements que nous avons recueillis au cours de la première année ne permettent pas à notre périodique de vivre sans subventions extérieures. Afin de remédier à cet état de choses, nous demandons à chaque membre de l'Union, soit de s'abonner personnellement, soit de faire abonner un Laboratoire ou une Bibliothèque. Libéré de tout souci financier, « Insectes sociaux » pourra encore mieux remplir le rôle que ses fondateurs lui ont assigné.

Le Secrétaire :
G. RICHARD.

I

MÉMOIRES ORIGINAUX

STUDIES OF CASTE DIFFERENTIATION IN « MYRMICA RUBRA » L.

2. THE GROWTH OF WORKERS AND INTERCASTES

by M. V. BRIAN

Zoology Department, Glasgow University (1).

INTRODUCTION

In the previous paper in this series (Brian, 1954), the caste plasticity of hibernating female larvae was demonstrated, a method of rearing individuals and studying their growth and development day by day was described, and the development of the leg, the wing, and the ovary considered. Finally the ontogenies or the daily changes in weight, maturity, wing and leg size of queen-forming and male-forming larvae, cultured optimally in the late third instar from immediately after hibernation to pupation were recorded. In this, second contribution it is proposed to add similar data relating to the growth of worker-forming and intercaste-forming larvae, grown and examined in exactly the same way. The ontogeny of a microgyne is also described, and of five unusual males.

The methods employed have been fully described in the first paper. As an index of maturity, the movement of the brain (in tenths of its total length) in to the thorax was used in what was termed the A period characterised by general growth without morphological differentiation, and in the following or B period, a phase of growth and differentiation, use was made of the degree of segmentation of the leg. In a short period between the time when feeding stops and defecation (period C) the adult leg shape is assumed. The maturity index thus runs: 0.0, 0.1, 0.2 ... 0.9, 1.0, the last

(1) Now of the Nature Conservancy, Furzebrook Research Station, Wareham, Dorset.

corresponding with the start of the B period in which 1, 1 $\frac{1}{2}$, 2, 2 $\frac{1}{2}$, 3 are the stages in leg segmentation that are conveniently distinguished. The C period takes between 1 and 2 days, showing an initial phase of leg turning (*t*), and a final phase of leg-elongation (*e*).

WORKER ONTOGENIES

The definition of a worker given in number one of this series was: an adult form having not more than one ovariole in each ovary, no distinct suture between the pronotum and the mesoscutum, and small corneae, usually in the lateral ocelli. Not all have even a cuticular infuscation to mark the ocellar site. Workers have resulted from the smaller hibernating larvae: those weighing from 0.3 mg. to 1.1 mg.; and as the smallest larva to form a queen weighed 0.7 mg. an appreciable overlap in weight occurs at this time. No correlation has been found between the initial larval weight and the final adult weight as with queens.

The adult weights do not overlap there being a gap of 0.2 mg. between the largest worker (5.4 mg.) and the smallest queen (5.6 mg.). As no special effort has been made to study the degree of variation in size of the castes, too much importance should not be attached to this observation; possibly material from a wider geographical area would reveal overlap.

As the whole data is too voluminous to present, the same methods of condensation have been employed as previously. Owing to a much greater variability in the worker data it has been necessary to make of the 26 ontogenies collected, as many as five groups each as natural as possible (that is giving a maximum intragroup resemblance with a minimum intergroup resemblance) and based on a number of covariant characters: the duration of the B period, the duration and type of the A period, the rate of growth, the final size, and the amount of growth in the wing. The B period, which is constant at 5 days in queens and males varies from 3 to 10 days: 4 of the workers have a three-day, 13 a four-day, 4 a five-day, 4 a six-day and 1 a ten-day period. This feature has played an important part in classification.

The a group of workers.

All the 13 individuals comprising this group have spent 4 days in the segmentation period. The details of their average ontogeny and the range of variation are set out in Table 1. It will be noted that the average development series in the B period approximates to 1, 1 $\frac{1}{2}$, 2 $\frac{1}{2}$, 3. In the A period, progress from the start somewhere between brain positions 0.0 and 0.4 is by single tenths until the stage 0.6, when the rate doubles. Thus for the latter part of the A period and the first part of the B period these workers develop much more quickly than queens. The C period

may also be relatively quicker, for there are 10 cases of single day and only 3 cases of two-day periods.

The specific growth rate (fig. 1) after a slow start reaches a steady value that persists unchanged until the end of the segmentation period. Although less than that of the small queen-forming larvae (subsequently referred to as the *q* set) at their best, it is certainly equal to that of the large queen-forming larvae (the *Q* set) and, unlike both these, it does not fall off in the B period.

In this figure, the specific growth curves of the various groups have been arranged so that all have the same abscissal position at the beginning of the B period. This quite arbitrary procedure has been adopted as it provides the best comparative picture. In addition to this figure, use has been made of another type (fig. 2) which calls for some special explanation. It has been necessary in dealing with worker ontogenies to distinguish between the growth rate dw/dt or the specific growth rate dw/wdt , where w is

the weight and t the time, on the one hand, and development rate on the other. This latter concept is measured in relation to a standard series of daily maturity index values. That shown by the queens has been chosen as standard as it is the fullest (Brian 1954) that is, it includes all stages shown by the workers and some additional ones. If m symbolises maturity and development is defined as dm/dt , then in figure 2, where log weight is plotted against the queen series of daily values of the maturity index, the slope of a line on this graph is given by

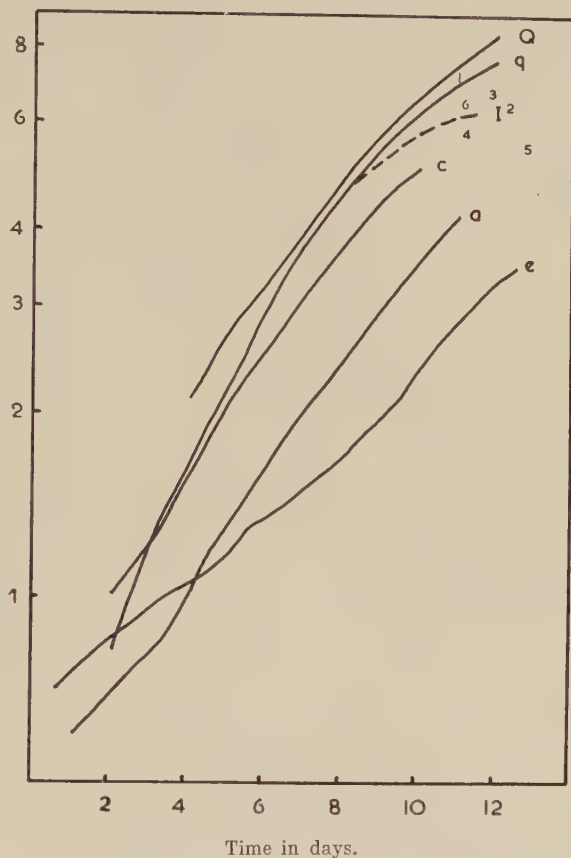


Fig. 1. -- Growth curves of queens (*Q* and *q*), intercastes (*I*), and workers (*a*, *c* and *e*), with a logarithmic ordinate. The curves are arranged so that, for all groups, the transition from the A to the B period of maturity takes place on the eighth day. The cluster of figures 1 to 6 are the end points of the growth curves of individual intercastes.

dw/wdm , for which no commonly accepted word exists. However, as it is also identical with the important ratio: specific growth rate/development rate which is, symbolically, $dw/wdt \div dm/dt$, this (abbreviated to g/d)

will be used to represent it. The word 'path' will be used to refer to the graphical equivalent.

The path of the a workers is seen to follow that of the q queens as far as the stage brain 0.6, and then to diverge. This reduction of slope is not due to an increase in growth rate (see fig. 1), but to an acceleration of development relative to the standard queen rate (Table 1).

The growth of the wing in these workers (fig. 3) is identical with that of queens until brain 0.6 when, associated with the increased rate of development, the wing growth rate declines and on the average maximum of only 4 units is reached towards the end of the B period. There is thus a very marked inhibition of wing growth. The leg presents no new features: it grows at the same rate and in the same way as that of the queens except that it is at each equivalent

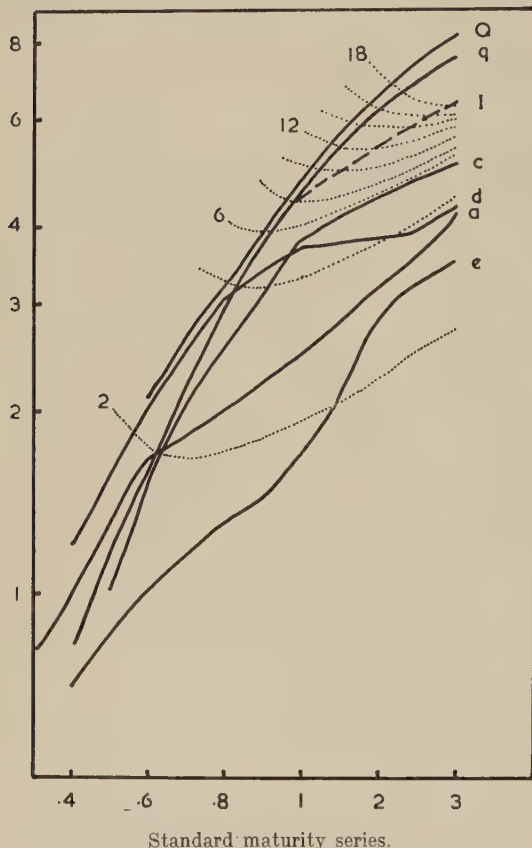


Fig. 2. — The paths in the A and B periods of queens (Q, q) intercastes (I) and workers (groups a, c, d, e, b as a). Dotted lines join equal wing areas from 2 to 18 units; beyond this the lines are too close for representation.

stage slightly smaller. As this applies to all workers, further reference to this is omitted in the tables as well as in the text.

The b group of workers.

This is a small group of only three workers (Table 2) which has much affinity with the preceding set, the chief difference being that they have 5-day B periods instead of 4-day ones. But for this fact which makes them difficult to pool with the others in calculating the average there is

no strong reason for separating them. Their specific growth rate and their path are almost identical with the *a* set (with the possible exception of a growth retardation at brain 0.8). This is fully compensated by the extra day in the B period which brings the average weight of the group very near to that of the former group at the 3-segment leg stage and identical after defecation.

The c group of workers.

This small group of only four workers (Table 3) is very distinct from the others, and although in a minority here, will be encountered again when the growth of imperfectly vernalised larvae is considered. Their outstanding feature is a quick segmentation lasting only three days with a daily development sequence averaging very nearly 1, 2, 3. Unlike the *a* group this rapid development is confined to the B period, for as will be seen in the table the A period is well drawn out, with a steady but slow change taking 6 days from the 0.5 brain position instead of the 4 or 5 days characteristic of queens and the 3 or 4 days characteristic of the *a* workers.

In spite of this sudden change in rate of development, there is no change in specific growth rate (fig. 1) other than a slight decline taking place gradually in the B period similar to that in queens (Brian, 1954). The value of the rate is the same as that of the Q queens and the *a* and *b* workers. As a consequence their path (fig. 2) shows a sudden and marked deflection at the beginning of the B period.

Two of these individuals exceed the maximum wing size of 4 units characteristic of the other workers, reaching 5 and 6 units. The average wing grows with that of queens up to the stage of brain 0.8 and then dissociates but does not stop altogether until the end of the A period. It is clear that in general this group associates with the queen ontogeny

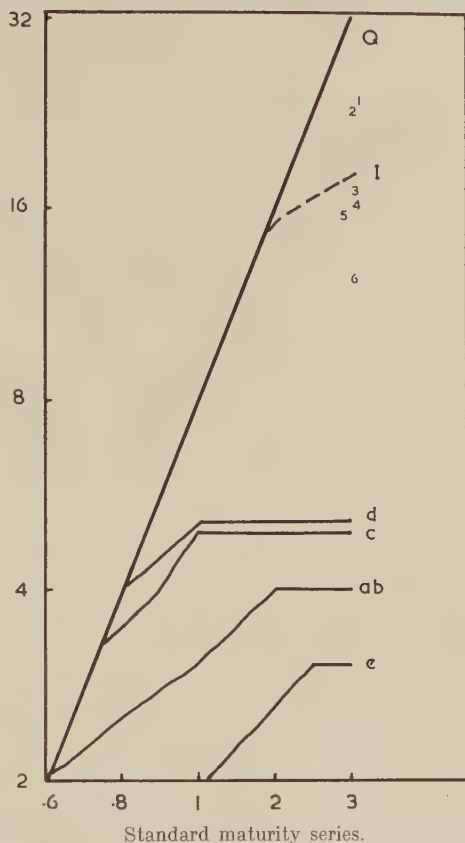


Fig. 3. — A graph of log wing area against the standard maturity series; queens (Q), intercastes (I), and worker groups (*a* to *d*). The end points of each intercaste (numbers 1 to 6) are shown: until the middle B period they follow the queen graph fairly closely.

type for longer than do the *a* and *b* workers. Their deviation from the queens is again not through a change in growth rate, but through an acceleration of development.

The d group of workers.

This group comprises four workers characterised by marked retardation of growth in the B period and in three cases in the A period as well. As these quiescent periods vary in time and duration it is not possible to present the averages as has been done hitherto. Therefore in Table 4, full daily details of weight and wing for all individuals have been given. In the left hand column is a full series of maturity indices, and the daily sequence for any particular individual can be followed by beginning at the bottom of the appropriate column and passing up. Successive figures represent successive daily weights or wing areas as the case may be. When a stage of development is omitted a dash is inserted, when a reading was impossible although the stage was known to be represented on the day in question, a question mark is used instead—thus, for example, the wing cannot be measured in the C period.

Although daily averaging carries little meaning owing to the wide variation in maturity, it is useful to average weight and wing area for equivalent stages in development (fig. 2 and 3). This shows that on the whole the ontogeny of this group resembles that of the *c* group of workers more than any other. Throughout the first part of the A period they are exceptionally heavy, averaging only slightly less than the Q queens at the stage brain 0.6. Their mean path is similar too. This deflects slightly at brain 0.8, bringing the average near to that of the *c* workers at the end of the A period, that is to say they are then smaller than queens but larger than the other worker types. Their affinity with queens and *c* workers in the later A period is further shown by a slow development which gives a full sequence of brain positions 0.8, 0.9, 1.0.

With the B period a sharp reduction of g/d ratio ensues as in the *c* workers, but as table 4 shows, for an entirely different reason: the almost complete inhibition of growth, and the concomitant reduction (in 3 cases) but not elimination, of development. After the 2-segment leg stage there is a slight resuscitation, but even so the average weight of this group is slightly less than that of the *a* and *b* workers. Their resemblance to *c* workers is further accentuated by the occurrence of a wing exceeding 4 units of area in one case (number 22), and by an accelerated phase of development after the 2-segment leg stage (also number 22). On the other hand one of them (number 24) had in the latter part of the A period an unusually small wing for its bodysize.

The e group of workers.

The larvae of this set are characterised by a long period of low activity culminating in the production of small adults (Table 5). Thus 16, 17 and 21 days were taken to complete growth, most of this being spent in the A period but two of the B periods were of six days and one of five days. The former period proceeds slowly, with no trace of developmental acceleration in the latter section, the average daily sequence of maturity indices being: 0.6, 0.7, 0.8, 0.9, 1.0. However, by contrast, the specific growth rate in the A period is unusually low, whilst in the B period it is more normal. These larvae all show very poor wing growth.

Hence this group does not appear to have any affinity with the queens even in the earliest part of the A period. Their queen-potentiality if it ever exists must be lost before the winter.

The five types of worker outlined above may be regrouped into three larger divisions: (1) the *a* and *b* groups, (2) the *c* and *d* groups, and (3) the *e* group. The first depart from the queen type of ontogeny at the stage brain 0.6, the second at the end of the A period, and the last show no sign of affinity.

THE WING AND OVARY IN WORKERS

The wing bud of the worker, besides never attaining a large size, never undergoes the change in shape that characterises the wing of queens in the larval stage. Although it retains its oval form, it is extruded from its sheath in exactly the same way as the queen wing after feeding has ceased, and produces a small pimple on the cuticle of the pupa. This does not enclose a minutely folded adult wing, and the vestige which it leaves is lost in the general cuticular irregularities of the adult. Dewitz (1878) has described this in *Formica rufa*. Comparison with the results obtained in transplantation work on other insects (see Bodenstein's summary 1953) suggests that the growth of the wing bud is inhibited before it has reached a stage of development which enables it, later on, to respond to the differentiation processes of metamorphosis (starting in the *Myrmica* larva in the B period).

A similar arrest of growth and development affects the ovaries of workers: they are scarcely any larger in the C period than in winter, and have the same form. This could all be attributed to a failure in growth of the germarium, which by not dispersing the terminal filament rudiments prevents the induction of ovarioles. As with the wing, development is resumed in the prepupa but in this case fully functional ovaries are formed: the ovaries come together in the mid-line under the dorsal diaphragm, the peritoneal sheath dissolves at the zone of contact, and the rosettes adhere (fig. 4C). In the phase of elongation that follows, the whole rosette moves away from the germarium leaving a long and tenuous neck to form the

adult's terminal filament. Again as in the queen, the germarium moves towards the approaching ectodermal oviducts which in the worker bear an appropriately small calyx (see Janet, 1902). Thus the ovary is inhibited after it has reached a size capable of responding to differentiation, but before it has grown large enough to produce more than a single ovariole. This case is analogous to one in *Drosophila* affecting the eye-facets: the larger the eyebud that Bodenstein (1939) transplanted from a young larva into one about to pupate, the more the number of facets that matured, the individual size being constant. The additional growth of the ovary in *Myrmica* takes place in the early B period (although as with the wing it is probably larger at the end of the A period than in workers) and is followed by visible differentiation into ovarioles. The distinction in time between growth and differentiation appears less in *Myrmica* than Bodenstein (1953) recounts for *Drosophila*.

Thus the characteristic and complete dimorphism of the adult female sex is caused by an inhibition of growth and development of the wings and ovaries (and no doubt other organs) for a period in the late third instar. The arrangement of the terminal filament knobs in a rosette with a stalk or neck is a strikingly neat way of providing for two alternative ways of development; which is taken depends perhaps solely on the presence or absence of earlier growth. In *Formica rufa* according to Ezhikov (1923), exactly the same happens except that there are about 5 rosettes giving as many ovarioles in the worker.

In the honey-bee (*Apis mellifera* L.) instead of alternative and quite distinct paths of development there is in both castes a growth and (in the worker) a later reduction of the ovariole number (Zander, 1916; Oertel, 1930). The number of ovariole rudiments increases during larval life, but more slowly in the worker than in the queen, there being in the former at the end of the larval stage no more than in a three day old queen cell larva (about 100-115). After the larva has stopped feeding, the ovary if in a worker is reorganised, many of the tubes being autolysed and built into a few remaining ones. Thus 30 hours after sealing there are only 12-15 tubes in each ovary, and 120 hours after sealing this number is down to 4 or 5.

In ants, even if the terminal filament rudiments are produced during the first and second instar (earlier than these investigations commence), they do not differ in number as between queen-destined and worker-destined forms. It is also quite clear that the worker ovary is formed without degeneration of these rudiments: they behave as a group (the rosette) in workers, and as separate units in queens.

INTERCASTE ONTOGENIES

Six individuals in this category have been recovered from the 55 females that matured (those that died are considered in a later section). This figure, roughly 9 %, is almost certainly biased; for, once the ontogenies

of queens and workers had been charted, medium sized larvae, *a priori* more likely to yield a high proportion of intercastes, were deliberately chosen, for the study of abnormalities always illuminates the normal. Under natural conditions they must be extremely rare, for they are only occasionally recorded in myrmecological literature, but the author is not aware of any quantitative work on this subject in *Myrmica*. As pointed out in the first section a frequency of more than 1 % is improbable.

The larvae forming intercastes ranged in winter from 0.4 to 1.1 mg. thus covering the central and lower portions of the total female range. The adults' weight did not lie in the 0.2 mg. gap between workers and queens, but ranged from 4.5 to 5.8 mg. a wide intermediate zone, but mainly worker.

The adults had the following form. In the head they were worker-like, all the ocellar loci being infuscated whilst only the two lateral ones carried corneae, and these were no larger than those of workers. In the thorax they were intermediate: none had wings in the adult, and in the pupa only small conical stumps were apparent, but all had a clear suture between the pronotum and the mesoscutum. It was regarding the number of ovarioles that they differed from one another: three with 8 in both ovaries; two with 4 in one, and 2 in the other; and one with 2 in one and 1 in the other. Thus the ovary provided the only discriminant in the adult, but as will shortly appear, the degree of wing growth in the larva was closely correlated with this. Were it not for the fact that the ovary assumed its queen condition these would have been regarded as very much nearer the worker than the queen form. It is unfortunate that the ovary has been neglected by other workers in this field (see Hall and Smith, 1953).

As these intercastes are of great interest, they have been fully listed in Table 6. The B periods vary from 4 to 6 days which makes averaging for daily growth rate of doubtful utility. Hence plots of log average weight and average wing area by developmental stages have been made as was done for the *d* workers (fig. 2 and 3 respectively). The specific growth curves have been drawn in figure 1.

The relation between average weight and maturity (fig. 2) shows that intercastes follow the queen path throughout the A period finishing only slightly smaller than the queens themselves. A deflection such as has been noticed in most worker types then brings about their separation; due, as will appear shortly, to various degrees of developmental acceleration and growth retardation, sometimes both affecting a single individual as in the *d* workers. The average wing follows that of the queens very closely right up to the 2 segment leg stage, that is, further than the weight does. After this there is a substantial reduction in growth rate. This is an example of the general rule that weight changes precede wing changes (contradicted it will be recalled in the case of the *c* workers).

Considering now the individual ontogenies; the first individual (number 1) shows clear affinities with the *q* queens in its rate of growth throughout

its entire life. It fails to achieve their adult status apparently only through premature metamorphosis (fig. 1). This individual if its log weight is plotted against the queen developmental series shows that a reduction in slope starts at the beginning of the B period. The wing grows normally until after the 2-segment leg stage, and then, owing to reduced growth, it deviates from the queen pattern, although at the $2\frac{1}{2}$ -segment leg stage it is still within the range of variation of the queens.

The second individual, is also queen-like in early growth, being of more than average weight throughout the A period; but in contrast to the first, its growth rate drops a day before the start of the B period and continues so for the five days before defecation. The wing too is above average throughout the A period as well as in the B period until just after the 2-segment leg stage when it falls behind the queen size—again, it may be noted following a change in growth. Probably the wing grew very slowly after this, but the data are not available.

The third intercaste, begins as a small larva and for two days grows as though a queen, but its rate then falls for two days, only to recover gain; after four days at queen-rate, it again fails and defecates two days later. So, in spite of a 5 day B period this individual finishes well below average *q* weight. The two day growth failure in the A period is associated with a reduced wing growth. The wing recovers at the end of the A period, following the recovery of growth at brain 0.8. The next growth-failure—from the 2-segment leg stage is accompanied by a failure in wing growth, and the wing ends about the same size as in the two previous individuals. All three also developed queen type ovaries.

The fourth intercaste, beginning as a very small larva grows at a high rate until an early stage of leg segmentation and then fails. It spends only four days in the B period, and is thus a combination of the properties shown by the first two individuals. The wing of this one is queen-like as long as it is growing, but ceases growth entirely—not even retaining a slight increase—at the moment when body growth is reduced. Thus the ultimate size of the wing (that of a queen at the 2-segment leg stage) is less than in the three previous cases—the ovariole numbers, 4 and 2 associate closely with this.

The fifth intercaste does not start growing immediately, but after three days it grows so rapidly that at the end of the A period it is the largest of all. In the B period growth fails almost completely so that the larva is the smallest at the end of the period. The wing is of queen size as far as the middle of the B period when it stops growing entirely, once more following a change in growth rate. Both the ovary and the wing were similar to the same in the above individual (number 4).

Finally the sixth intercaste, starting as a small larva grows as though a queen until the last day of the A period, then more slowly until the 2-segment leg stage, then for a day quickly again, but this time with an increased development rate which reduces the B period to four days. The wing behaves peculiarly in this specimen: it falls below average rather earlier

than the weight, and continues to grow slowly until the 2-segment leg stage when it is distinctly below average but not outside the queen range. From here on it stops entirely not even showing any response to the renewed body-growth at the middle of the B period. Its final value, making it the smallest of all the intercastes is again associated with an almost worker ovary composed of 2 ovarioles on one side and 1 on the other.

Thus these ontogenies show that a common end is achieved by divers means. Accelerations in development or reductions in growth rate precede or accompany reductions in wing growth, and the ultimate size of the wing is closely correlated with the ovariole number.

THE OVARY IN INTERCASTES

This close association of the end forms of wing and ovary can be traced back into earlier developmental stages. In a group of larvae whose wings ranged in area from 9 to 11 units at the leg 2 to 3-segment stage the ovaries were intermediate in size between those of queens and workers.

Some showed incipient division into ovarioles, others did not. Similar material allowed to grow on to the C period just before defecation showed ovaries similar in every way (fig. 4 A), thus making plausible the inference that a growth arrest associated with that of the wings (and comparable with the situation in workers) takes place. Probably the germarium grows as long as the wing does, and the number of subdivisions that it will produce is a function of its size not of the number of terminal filament rudiments. As far as can be ascertained, several of these knobs are associated with each ovariole.

In the few cases that have been examined with wings larger than the above, but still less than the expected queen size, the germ had enlarged and the knobs been dispersed over its dorsal end, but the full number of eight were never seen (fig. 4 B). It thus appears that two methods of reduction of ovariole number in these intercastes exist, the first a division of the rosette, the second an autolysis of rudiments that fail to acquire

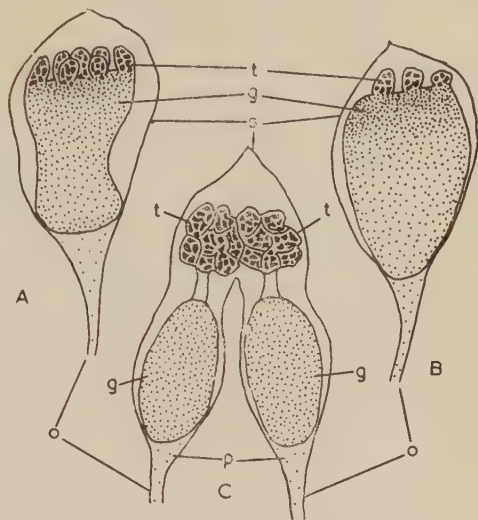


Fig. 4. — Stages in the development of the ovary in intercastes and workers. A and B, ovaries of presumed intercastes in the C period of development; A, with a wing arrested in the early B period at 9 units, and B, with a wing arrested in the middle B period at 15 units. It is presumed that the ovaries are arrested at the same stage as the wings. C, a pair of worker ovaries in the early prepupa united by the rosettes; g, germarium; o, oviduct; p, pulp; s, sheath; t, terminal filament rudiments forming in workers a rosette.

portions of the germarium. The former is probably more common in the smaller ovaries, the latter in the larger ones. The degeneration of the terminal filament rudiments recalls the similar fate of the ovariole rudiments in *Apis*.

THE ONTOGENY OF A MICROGYNE

One queen has shown an unusual ontogeny that is worth special consideration: details are given in table 7. She was remarkable in weighing only 4.8 mg., much less than any of the others. Only one other similar queen has occurred in the course of several years' experiments: she weighed 4.3 mg. whereas the normal queen range (in that particular colony) was from 5.8 to 6.9 mg. These evidently represent the forms known to myrmecologists as sporadic microgynes, as distinct from established ones as, for example, occur in *Formica rufa* and *Myrmica rubra*. At the end of the A period growth and development halt for two days, and there is a slight loss in weight. The wing also stands still but at a perfectly normal size for queen wings at that stage and in larvae of that weight. An arrest of development at the 1 1/2-segment leg stage is accompanied by growth, but another of three days at the 2-segment leg stage is not. Even so, the wing and weight are only slightly below average at this stage. The peculiarity that leads to the minute stature arises subsequently to this, for although development resumes at a normal rate, and the wing grows normally, there is no increase in weight; in fact a loss due to excretion takes place. This case of the wing growing independently of the body is unique.

This ontogeny may be interpreted as follows: that the stature and wing size at the 2-segment leg stage were enough to determine queenness. But it must be admitted that but for the slightly greater stature at this stage the ontogeny has more affinity with those of intercastes. However, it may be tentatively concluded that queen determination takes place at the 2-segment leg stage when the ovary splits and that a large body-size and wing area contribute to success either directly or indirectly through secondary factors. Further growth though normal is not necessary.

MORTALITY

The possibility must be considered that intercastes are intrinsically non-viable and that their natural rarity follows from this. This, however, cannot be the case in *Myrmica* as is shown by the following figures: out of 90 normally cultured larvae, 13 died, and of these 8 were males. Of the 5 females that died, 3 never even started to grow, one died at the stage brain 0.5 before any sort of caste confusion could have arisen, and one died just before defecating, after having followed a normal queen ontogeny.

The most common stage for mortality to occur is in the transition from prepupae to pupae, but in these cases the adult characters can always be ascertained even when, as sometimes happens, the individual has been damaged by the workers. No intercastes died in this stage.

THE DIVERSIFICATION OF THE FEMALE POPULATION

The Process.

Now that the various types of female ontogeny have been described individually it is possible to examine the population as a whole as it develops and diversifies, not as it would do in a time series of a natural colony in spring, but as in a maturity series after artificial grouping of individuals at identical stages of development. In tables 8-12, the frequency of a full series of weight and wing classes in the population at a series of developmental stages is set out. This set of tables thus provides information similar to that of figures 2 and 3 except that, instead of the group means, all individual data is present. The female groups are arranged from left to right in order of their final adult size. Males are included and will be discussed in the next section.

At the stage brain 0.4 (Table 8) those larvae that have entered (and all the Q queens are unrepresented as they pass through this stage before winter) show a compact undifferentiated distribution of weight and wing sizes. At brain 0.6 (Tables 8 and 11) the wing distribution is still compact and without caste-bias although in the weight distribution the *q* queens are rather more disposed to the heavier side than the workers. The Q set of larvae are included for the first time, and show a larger average stature than any (1), although overlapping considerably with the *q* set. By brain 0.8 (Tables 8 and 11) caste bias is obvious as regards both weight and wing distributions, and the former shows a sign of splitting in the centre. At the next stage, brain 0.9 (or in the case of those that omit this stage, at a condition interpolated between brain 0.8 and the start of the B period) both distributions (not labelled) are bimodal. Further as regards the wing, only two individuals that later became workers have wings greater than four units, and only one that became a queen has a wing of less than four, so that a very nearly complete schism has arisen.

By the 1-segment leg stage, (Tables 9 and 11) the weight distribution can be dissected into several groups: smallest of all, the *e* workers; then a group of *a* and *b* workers mixed; then another mixed group of *c* and *d* workers which overlaps with the tail of the mixed queen and intercaste group. It is quite clear from the "piling up" of workers in the wingsize 4 group that a limit has been imposed on wing growth. Only two (and

(1) "Stature" is a term used in size comparisons made between individuals or groups of identical maturity; in statistical language, it is a maturity-adjusted comparator.

these the last to do so) cross this barrier after the stage brain 0.9; one of these is a queen and one a *c* worker. The two *c* workers that crossed earlier have made no further progress.

At the 2-segment stage (Tables 9 and 12) which is the next to be labelled, there is a considerable discontinuity between the workers on the one hand and the queens and intercastes on the other. The *c* workers are still the largest, but the *d* workers have been overtaken by the main body of *a* and *b* workers. The intercastes alone show a discrepancy between their weight and their wing positions: as regards the former, they form a distinct tail to the queen distribution, but as regards the latter, they are well distributed in, but below the average of the queen distribution.

This is the stage when the clearest weight differentiation is observable, for further development blurs rather than accentuates the differences. This may be a very important phase for the ovary splits into longitudinal segments at this stage and it is highly probable that the size of the germarium is correlated with stature, and determines the number of tubules that are formed. In fact, a simple causal connection between stature, germarium and ovary structure may exist.

At the 3-segment leg stage (Tables 10 and 12) the wing distribution shows more differentiation than the weight one, the intercastes themselves being clearly distinct from the queens. After defecation the intercastes come to lie with the workers rather than with the queens, a fact that would seriously obscure their real affinity in the absence of the ontogenetic data. Hence in general, weight differences divide the population earlier than do wing differences (although at the start of the B period this is less apparent than at other stages). Towards the end of development, the wing provides the better caste discriminant.

The causes.

The population of females thus disperses and dissociates in stature and wing size during ontogeny. Excepting the Q set, the whole process develops from a near normally distributed population, without any indication of differentiation at the stages brain 0.4 and 0.5. From this state, weight proportional growth (that is a constant specific growth rate) alone would cause a dispersion, but not a dichotomy of the population. In fact, however, as has already been pointed out, there is a wide variation in the specific growth rate (between the extremes shown by the *q* and *e* groups) which accentuates the dispersion, and in addition there are rather sudden changes in development rate (groups *a*, *b*, and *c*) and specific growth rate (group *d*) which cause size-dichotomy of the population. Wing-dichotomy results solely by growth rate suppression, and the same probably applies to the ovary.

The Q queens are somewhat different in that they are larger from the stage brain 0.6 when they commence spring growth. With this prior

advantage they need only average growth rates and development rates to achieve queenness. It may safely be presumed that they show a high g/d ratio before winter (1).

The factors affecting the developmental direction that an individual takes can only be surmised. The immediate factors favouring queen formation appear to be large stature with associated large wing, high specific growth rate (alternative to the above), and a slow development rate (provided this is not associated with slow growth. As the last appears to come into action suddenly it may not be a cause so much as an effect of some further removed deficiency in the queen forming potentiality of the organism. Other than that these more remote causes are no doubt compounded of diathetic and environmental (especially nutritional factors) and that they are certainly not genetic alone (Brian, 1954), nothing can be said.

However, the relative role of these three factors in bringing about the dissection of the female population into groups during the A period may be summarised in a diagrammatic way as follows: points can be given in respect of each of the three important immediate factors which as far as our study is competent to show affect the chances of queen-realisation: initial weight (2), development rate and specific growth rate. Thus three grades of the last can be distinguished: that of the *e* workers: 1 point; that of the *q* queens: 3 points; and that of the rest: 2 points. Then for the development rate two levels can be distinguished: that of the *a* and *b* workers: 1 point; that of the rest: 2 points (for the slow development rate increases the chance of queenness). For initial weight all will have 1 point except the Q set which may be given 2. Clearly these enumerations are crude, but they will serve the purpose of summarising the information that has been collected so far. If the points which each set of individuals scores are now added, the sum expresses their chance of attaining the queen state and is correlated with their weights and wing areas at the end of the A period. Thus the *e* workers, giving first the points for initial weight then for development rate, then for specific growth rate, have $1 + 2 + 1 = 4$ points; the *c* and *d* workers $1 + 2 + 2 = 5$ points; the *a* and *b* workers $1 + 1 + 2 = 4$ points; the *q* set of queens $1 + 2 + 3 = 6$ points; and the Q set of queens $2 + 2 + 2 = 6$ points. Thus at the end of the A period the indices of queen potentiality, as they may be called, show that a discontinuity develops between the *a*, *b* and *e* workers on the one hand and the queens on the other, with *c* and *d* workers intermediate. By this scheme the intercastes would score 6 in the same way as the *q* type queens.

(1) In a later paper, evidence will be presented to show that they undergo a period of diapause in the preceding summer.

(2) This may alternatively be conceived as pre-winter gain.

Stature and the duration of development.

It is perhaps in the dissociation of growth and development rates that the peculiarity of ant ontogeny lies and which is a basic condition for the formation of polymorphic adults. In this respect it is worth while to consider figure 5, where the weight of each adult has been plotted against the time it took to mature. There is a distinct stratification, the workers occurring below the line drawn, and the queens above—even the microgyne

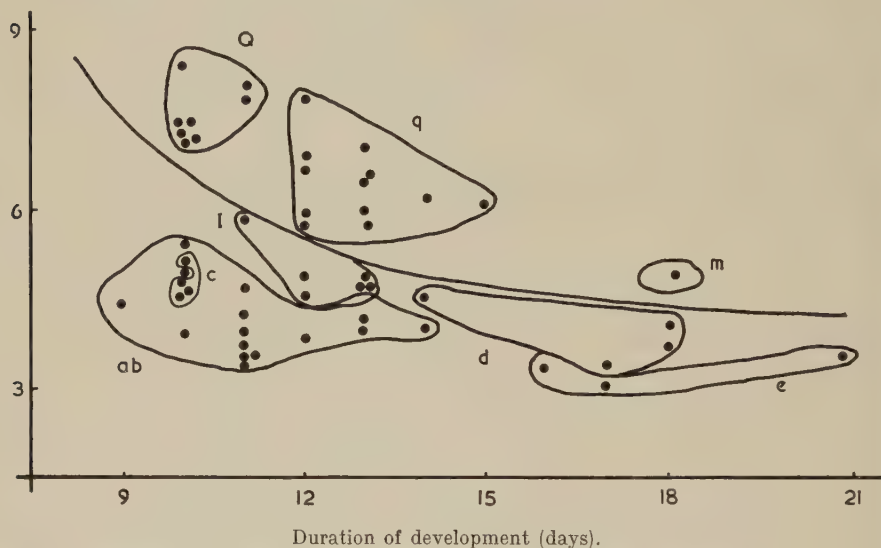


Fig. 5. — Adult weight plotted against duration of development for all individuals of the female groups. Symbols as in previous figures with the addition of *m*, the microgyne. The curve divides queens from intercastes and workers.

conforms. The intercastes lie between the two sets. Each caste evidently shows a negative regression (linear or perhaps hyperbolic) of weight on duration of development; small size and slow development being associated. This is perhaps the situation in monomorphic insects.

But the fact that a stratification of caste groups exists implies that the gain per unit of development is greater with queens than with workers. For, assuming a hyperbolic form of the general equation $w = k/x$ (w , weight; x , duration of development; k , a constant), since $1/x$ is the average rate of development over the period considered, the weight gain is proportional to the rate of development in both cases. But, in the case of the queens, the constant k is larger than with the workers. This lower average gain per unit of development as has been discovered results from a marked decline in the g/d ratio in the later A period, not from (except in the *e* group) a generally lower value. Another way of expressing this is to say, in statistical language, that between castes there is a positive regres-

sion of adult weight on duration of development, whilst within castes there is a negative one.

Determination.

The frequency distribution in the tables enables a probability prediction to be made as to the fate of any individual whose destiny is unknown. In the B period this amounts to a certainty for no case is recorded of an individual that has taken a worker path regaining that of the queens. Organic determination of the worker form is reasonably certain by this stage but it may occur even earlier, perhaps as early as brain 0.6 when the first marked change in physiological rates is detectable; and in the *c* workers before the third instar. But the meaning and reality of this term can only be settled by physiological experiment.

Although the study of growth and development has made it possible to trace the caste-divergence to an earlier stage than the study of the wing alone could have done, the wing has nevertheless provided certain additional information of interest. With few exceptions it has responded to a change in the g/d ratio by a reduction in growth rate. For *a* and *b* workers this happens at the same time as the general physiological change, and a maximum of 4 units area is slowly approached; in *c* type workers, the reduction in wing rate precedes the general change, but both take place at a later stage of development, and the wing attains a slightly larger size. In intercastes, where changes in the basic ratio take place over a wide range of stages between brain 0.9 and the 2-segment leg stage (but in larger individuals than those, that, deviating at brain 0.9 or 1.0, produce workers), the wing growth has more momentum and may not be entirely arrested; and in the microgyne in which the ratio g/d was reduced after the 2-segment leg stage when the larva was a considerable size, the change was evidently too late to inhibit the wing at all. The adult form of the queen is probably fully determined from this stage onwards.

The prevention of intercastes

The gap between the ontogeny stages on the queen path that lie between the latest point at which deviation causes worker maturation and the point at which deviation does not prevent queen formation thus occupies, according to the available evidence, the transition from the start of the B period up to the 2-segment leg stage—about 2 days under conditions of the experiment. This is substantial: as much as 20 % of the total post-hibernation growth period, and so large that a special mechanism is probably necessary to prevent deviations in this stage.

There appears to be some evidence that such exists and that the intensity of the g/d reduction is graded in relation to the danger of deviating in this period of development which it is reasonable to assume is greatest with those females of intermediate size at the end of the A period. Thus

the rate of development in the B period in *c* type workers is greater than in the *a* and *b* types which in turn is greater than in the *e* type, where indeed it is not evident. The growth suppression of *d* types is also much more severe than anything normally encountered. And so, for an organism developing in the queen manner equilibrium must be very precarious especially at certain periods (at brain 0.6 for example and again at the end of the A period) when failure results in a more or less severe change in physiological state (1) and an alteration in the pattern of organ development.

ABERRANT MALES

In the earlier paper it was mentioned that 5 males that showed some degree of intermission in their growth schedules were left for consideration here. They are, by analogy, the intercastes of their sex as far as growth and development are concerned, but not of course anatomically. None of them departs much from the envelope of curves provided by the normals, but all are below average size, and one, of 4 mg. is the smallest of all. Four of them show retardations of development in the segmentation period, two with associated retardation of growth and two without. The stages at which the inhibition took place were the 1 $\frac{1}{2}$, 2 and 2 $\frac{1}{2}$ segment leg as with the intercastes and the halts lasted from three to nine days. Although the result in all cases was to yield smaller than average adults, these males only fell below average weight in the late B period: between the 2-and 3-segmented leg stage (tables 8, 9, 10).

The fifth individual is of interest as it is the only male with a B period of less than five days. After an arrest of development (but not of growth) at the stages brain 0.8 and 0.9 lasting five days, it went on to segment in four days with a sequence as follows: 1, 1 $\frac{1}{2}$, 2, 3. This is the sole indication that the male sex has given of development acceleration but again the similarity is limited to the B period, for in the A period growth was normal. No indication of a suppression of wing growth has been detected; so that although some of the growth and development characters of sub-females appear in the males, the fundamental morphological divergence traceable from an early stage, is lacking. However, it is plausible to suppose that these sporadic and useless *g/d* changes may have been systematically arranged in female ontogenies as part of an intercaste suppression device; and so caused to operate in "inferior" individuals at specific stages of development prior to the differentiation of queen structures.

The males compared to the females thus show, in summary: a specific growth rate resembling that of the average female, less than that of the *q* queens, more than that of the *e* workers; a development rate akin in most cases to that of queens, but resembling the workers more in the absence of the stage brain 0.9 and in the occurrence of retardations in the early B

(1) The deviation must be initiated by internal physiological factors, even though these may only trigger a social action; as, for example, if a change in olfactory emission led to a change in quantity or quality of food administered by the nurses.

period and in the single case of a 4 day B period; no sign of dimorphism and no indication of this in ontogeny; an earlier growth of the wing and an earlier splitting of the testis into follicles.

DISCUSSION

It is worth while summarising the important points in this investigation. First, the smaller size of workers is due to their smaller size as larvae in winter (1) and to the substantial reduction of the g/d ratio as compared with queens, for much of their ontogeny. Secondly, the rarity of inter-castes is due to an especially severe impact of g/d reduction affecting larvae that are intermediate in size between worker and queen at the start of the segmentation period. Thirdly, the difference in structure between workers and queens, is due to a suppression of the queen diagnostic characters in workers at about the same time as the change in physiology. The effectiveness of this is aided by the suppression (as compared with the male) of the development of these characters in all females until the last two days of larval life—a relatively very short period.

The caste-differentiation mechanism of *Myrmica* may prove to be of general application to ants, in which case the views of Emery will be sustained. The genus is a relatively primitive one with only a simple dimorphism and comparatively little difference in the size of the castes. But the fact that different types of worker-formation with different average sizes have been detected does suggest that a similar situation could have been developed in phylogeny to provide a greater degree of polymorphism: major workers from c and d types, medium workers from a and b types, and minor workers from e types. A further possibility can be envisaged for which nevertheless evidence at present is lacking: that an individual, having lost queen-potentiality could regain a high g/d ratio and go on to produce a worker form as large or larger than the queen; with, if allometry of the usual type occurred, a soldier-like appearance. To envisage this possibility is more reasonable now that Wilson (1953) has done much to clarify the situation regarding polymorphism.

The closest analogy that has come to our notice between the *Myrmica* situation and that of other insects is the case of *Drosophila melanogaster* which has a mutant called "giant". In fact the describers of this form (Gabrichevsky and Bridges, 1928) themselves suggested that it might throw light on caste determination in social insects. Like *Myrmica*, the "giant" mutant matures in two size ranges: at the smaller (about that of wild type *Drosophila*) if poorly fed as in dense cultures; and at the larger if well fed, as in spacious cultures. The larger is 1.7 times the weight of the smaller. The mutation can be confined to the female sex by using "crossed-X" types. Unfortunately, this strain has not been extensively

(1) The cause of this will be considered in a later paper.

studied and it is thought that an extra instar may exist in the large form. However, the similarity extends to development rate, for the large form takes 4 days longer to mature. This suggests that in "giant" *Drosophila* the size dichotomy may be brought about as it is in *Myrmica*, by a reduction of g/d ratio acting on underfed individuals with increasing intensity the nearer they get to a final critical stage. If so, then the female *Myrmica* situation may have evolved by two independent steps: size-dichotomy by the "giant" mutation; and dimorphism through suppression of the growth of the wing, ovary, etc., in the smaller size group immediately it lost the potentiality for attaining giant stature. This suppression of the development of certain organs is neoteny, *sensu lato*. Since in the primitive Ponerine ants, dimorphism but not size-dichotomy exists, the evidence favours the view that in ants neoteny preceded the "giant" genotype in evolution; in these early forms it is not even limited to the female sex.

Perhaps in the Vespidae and Bombidae the process has started in the reverse way, and only the giant constitution so far exists, for, whereas marked size differences between castes occur in many species, the morphological differences are slight and no greater than could arise from the changes in proportion that are known to accompany variations in feeding in many insects. Perhaps this might explain the sudden irreversible change from worker to queen production as the season and the colony gradually mature.

Wing rudimentation has been fully discussed by Goldschmidt (1940). Although cases of retardation of growth are known, e.g. in the moth *Orgyia* and the midge *Belgica* it appears that in many forms the wing grows fully up to the pupal stage and then degenerates in some degree. The *Drosophila* mutant "miniature" offers a partial analogy however to the condition in the non-winged intercastes and workers. In this type, the wing grows normally up to the pupal stage (in contrast with *Myrmica*) but fails to go through the phase of cell expansion and wing folding which forms the adult wing inside the pupal wing sac. The wing in the adult is thus a stump similar to the pupal wing. Thus, although no comprehensive analogue exists in the mutant series of *D. melanogaster*, a number of partial analogues are known. In addition to "giant" and "miniature", "antennaless" may be mentioned. Gordon and Sang (1941) have shown that the antenna in flies of this type is manifested in varying degrees that are related to the specific nutritive condition of the larvae.

The honey-bee (*Apis mellifera*) has as is well known been much investigated from the point of view of caste determination, and comparison of *Myrmica* and *Apis* although difficult may not be unprofitable. There is a marked similarity in that it appears possible to destroy queen potentiality by starvation or transplantation from queen-cell to worker-cell, over a wide range of development times. Thus from the second day up to very late in larval life, after sealing of the queen-cell, starvation may produce workers (with intercastes and queens in the last case, Haydak, 1943). Thus loss of queen-potentiality can occur over a wide range of maturity and, conversely, queen determination must be very late in ontogeny.

On the other hand, intercaste production appears to be much easier in *Apis* than *Myrmica*. Light starvation at all stages of development prior to prepupation yields intermediates in *Apis*, but except in a special period of ontogeny (1) either workers or queens are the result in *Myrmica*. The difficulty with which intercastes are obtained experimentally has been demonstrated for other species of ant as well as *Myrmica* by Ezhikov (1923).

These results can be reconciled since the major morphological dichotomy in *Apis* is not established until the time of metamorphosis (as already mentioned). Although the rate of multiplication of the ovariole rudiments is less in the worker-cell larva of *Apis* than in the queen-cell individual, they do both continue to multiply in larval life. But during metamorphosis, a profound autolysis and reorganisation takes place, leaving only a very few ovariole tubules. It is reasonable to suggest that during larval life, the worker-cell and queen-cell individuals are merely extreme nutritional variants of a single organism type. The later appearance of albuminoid granules in the cytoplasm of the fat body (Mickey and Melampy 1941), the amitotic division of fat cell nuclei, the retardation of growth rate after the second day and various other metabolic changes (Melampy, Willis and McGregor, 1940) in worker as compared to queen larvae are consistent with this hypothesis. Further it is interesting to note that the queen in *Apis* matures more quickly than the worker. As she is also heavier, she represents a case of the combination of rapid growth and rapid development while the worker is opposite in both these respects. The situation thus parallels that associated with varying size within a single caste of *Myrmica*, rather than between castes.

Although opinions conflict as to the true interpretation of *Apis* caste-determination, the results of Becker (Zander and Becker, 1925) are not necessarily in conflict with the above hypothesis. He transplanted larvae from worker to queen cells at various ages, and examined the pupae formed; this led him to postulate a loss of queen-potentiality between the third and fourth days: but the distinctive changes in pupal organisation were not necessarily preceded by a distinctive change in larval organisation (physiological or morphological). Only the production by Rhein (1933) of queens smaller than workers is not easily accommodated by the hypothesis advanced.

Just as intermediates are easily produced experimentally their absence naturally is perhaps due solely to a dichotomy of nurse behaviour in relation to them and their cell character and situation. The profound reorganisation at metamorphosis is then equivalent to the distinct morphological divergence of ant ontogeny in the third larval instar, which obviates such during metamorphosis. In other words, in *Myrmica* loss of queen-potentiality is followed by immediate reorganisation on worker lines instead of by a delay until metamorphosis.

(1) The first part of the B period: examples will be given in a later paper.

The difficulty encountered in producing intercastes would then be due in ants to the concomitant intercaste suppression mechanism already discussed. Such regulation at the physiological level which may be sensitive in its action to slight differences in inductor strength—perhaps represented by some nutritional trophocyte condition—is needed if socially disadvantageous intermediate forms are to be avoided since there is no way of segregating larvae in ant society. The physiological mechanism produces a dichotomy in a continuously varying population. In *Apis*, on the other hand, where larvae can be precisely localised owing to the existence of a permanent and differentiated social skeletal system (the comb) the dichotomous behaviour of workers in relation to this system evidently produces a sufficient difference in the castes, and no physiological suppression of intercastes is needed. Intercaste suppression is at the social rather than at the individual level.

In fact it might reasonably be suggested that the difference between the two in respect of caste mechanisms is the difference between “giant” and “wild type” *Drosophila*. Whereas the former has a genetic mechanism that makes it sensitive to food supply in the larval stage, and leads it to become adult at two sizes (although only one form), the latter varies widely and can be brought to its maximum dimensions by special feeding: for Goetsch (1947, 1948) has shown that a substance extracted from yeasts and lower fungi that he called vitamin T (1) causes an increase in rate of growth, ovary size, and ultimate adult size. In the latter case of course a socio-logical dichotomy would have to be imposed in order to achieve a size dichotomy of individuals.

The physiological characteristics of the differentiation mechanism in *Myrmica* invite interpretation through current hormone theory. The developing queen-potential female may be experiencing two opposing internal influences: the brain and prothoracic hormones acting in favour of the rudimentary adult system and the *corpora allata* in favour of the larval system. As long as the latter predominate queen formation progresses, but if they fail (cf. extirpation in experimental insects) metamorphosis takes place with many of the organ systems (unlike the experimental insect) partially developed (*d* workers). On the other hand, if they continue but the brain-prothoracic system gains increasing influence (cf. implantation of prothoracic glands), rapid imaginal differentiation without loss of growth rate brings about the same end (*a*, *b* and *c* workers).

Whether or not the equilibrium producing queens involves the operation of hormones, it clearly involves an ability on the part of the larval system to dominate the food intake and to incorporate the major part of this into itself (probably represented by the fat-body). What has been termed “development rate” is synonymous with growth and differentiation of the adult system (2); this grows in the A period and both differentiates

(1) Similar in most of its properties to vitamin B₁₂, which together with a number of antibiotics has been shown to stimulate growth in vertebrates.

(2) Or at any rate, the ventral components of the adult system. For it is those buds: of wings,

(the latter alone is never observed) in the B period. Therefore the change in g/d ratio which causes deviation from the queen path may be conceived as due either to a failure of total growth without full inhibition of the adult system (d workers) or a change of dominance in relation to food intake from larval to adult systems. It may only be necessary for a slight initial change of dominance to be perpetuated by the increased absolute and relative size of the adult system in the larva. Although the food intake may still be maintained as before, its conversion into the adult tissue undermines the intake mechanism which thereby fails.

Summary.

1. The post-winter growth of those larvae of *Myrmica rubra* L. that yielded under optimal culture conditions, workers and intercastes, has been described with daily measurements of weight, wing and leg bud size, and the state of maturity, and observations on the development of the ovaries.

2. Workers follow the queen method of growth and development for varying periods and then deviate through an increase in the rate of development relative to growth, or an inhibition of growth without full inhibition of development. In both cases, wing and probably ovary growth is more or less concomitantly slowed and stopped so that the emerging adult is imperfect.

3. Intercastes follow the queen ontogeny type for longer than workers, and deviate in more varied ways. Their wing (and ovary) growth is not immediately inhibited. The ontogeny of a microgyne is described, and of some aberrant males.

4. The evidence indicates that intercastes are organically suppressed by changes in the growth rate/development rate relation that acts most severely on individuals that are intermediate in size and related characters at the start of the final period of development during which segmentation of the adult legs and ovaries takes place.

5. Three factors favour queen formation: large hibernation stature, slow development rate, and high specific growth rate. The first of these is a compound of the second and third acting in the period prior to winter.

Résumé.

1. On a décrit la croissance post-hivernale des larves de la *Myrmica rubra*, destinées à devenir, dans des conditions de culture optima, des ouvrières et des intercastes ; on a également donné des observations jour-

ovaries and ocelli, that lie farthest from the ventral mid-line, that in workers do not keep pace in growth and development with the ventral leg system. Their distance from what might be construed as the adult organisation centre seems to render them subordinate to the larval system.

налиères relatives au poids, à la taille des embryons de pattes et d'ailes, à l'état de maturité, et au développement des ovaires.

2. La croissance et le développement des ouvrières sont parallèles à ceux de la reine pendant des périodes variables, puis divergent : le développement s'accélère par rapport à la croissance ; ou bien on assiste à une inhibition de la croissance sans qu'ait lieu l'inhibition totale du développement. Dans les deux cas, avec une concomitance relative, la croissance de l'aile et probablement celle de l'ovaire se ralentissent et cessent, de sorte que l'adulte est imparfait.

3. Les intercastes suivent le type ontogénique de la reine plus longtemps que les ouvrières et divergent suivant des voies plus variées. La croissance de l'aile et de l'ovaire n'est pas immédiatement inhibée. On décrit l'ontogénie d'un microgyne et celle de certains mâles anormaux.

4. Les observations recueillies montrent que les intercastes sont supprimées organiquement, par des modifications dans le rapport entre le rythme de la croissance et le rythme du développement, qui agissent avec la plus grande rigueur sur les individus intermédiaires par la taille et les caractères apparentés, au début de la période finale de développement, au cours de laquelle la segmentation des pattes adultes et des ovaires a lieu.

5. Trois facteurs favorisent la formation de la reine : grande taille d'hibernation, lenteur du développement, et intensité de la croissance spécifique. Le premier facteur résulte de l'action combinée du second et du troisième dans la période qui précède l'hiver.

ВЫВОДЫ

1. В статье дано описание роста в послезимний период личинок *Myrmica rubra* L., /муравья/, которые при оптимальных условиях выращивания (в лаборатории) превратились в работников и в междукастовые формы. В описании приведены данные ежедневных измерений роста, величины крыльев и зачатков ног, состояния зрелости, и наблюдения над развитием яичников.

2. Работники вначале, в течение разных периодов, растут и развиваются тем же путем, что и матка (муравьиная царица), но затем уклоняются от него увеличением быстроты развития по сравнению с ростом, или задержкой в росте, без полной задержки в развитии. В обоих случаях это в большей или меньшей степени сопровождается задержкой в росте крыльев и вероятно и яичников, так что получающаяся взрослая особь несовершенно.

3. Междукастовые формы следуют типу антогенеза матки более продолжительный период, чем работники, и уклоняются от него разнообразнее. Рост их крыльев /и яичника/ не задерживается тотчас же. Дается описание антогенеза микрогини и некоторых аберрирующих самцов.

4. Получены доказательства, указывающие на то, что междукастовые формы органически угнетаются изменениями во взаимоотношениях

между скоростью роста и скоростью развития, что влияет особенно резко на особей средних по величине и по другим признакам, связанным с величиной, вначале конечного периода развития, в течение которого происходит сегментация ног и яичников взрослых особей.

5. Три фактора благоприятствуют формированию матки : крупная величина тела в период зимовки, медленный темп развития и высокая относительная скорость роста. Первый фактор - слагаемое из второго и третьего, действующих в период, предшествующий зимовке.

RÉFÉRENCES

1939. BODENSTEIN (D.). — Factors determining facet number in *Drosophila* (*Genetics*, **24**, 494-508). — 1953. Postembryonic Development, *Insect Physiology*, John Wiley, New York.
1954. BRIAN (M. V.). — Studies of caste differentiation in *Myrmica rubra* L. 1. The growth of queens and males (*Insectes Sociaux*, **1**, 101-122).
1878. DEWITZ (H.). — Beitrage zur postembryonalen Gliedmassenbildung bei den Insecten (*Z. wiss. Zool.*, **30**, 78-105).
1923. EZHIKOV (I.). — Ueber den Charakter der Variabilitat der Ameisen-Ovarien (*Revue Zool. Russe*, **3**).
1928. GABRITSCHESKY (E.) and BRIDGES (C. B.). — The giant mutation in *Drosophila melanogaster*: 2, Physiological aspects of the giant race (*Z. induk. Abstamm.-u. Vererblehre*, **46**, 248-284).
1947. GÖTTSCH (W.). — Der Einfluss von Vitamin T auf Gestalt und auf Gewohnheiten von Insekten (*Österr. Zool. Zeits.*, **1**, 193-274). — 1948. Die Wirkung von Vitamin T bei Vertebraten (*Österr. Zool. Zeits.*, **1**, 533-626).
1940. GOLDSCHMIDT (R.). — *The material basis of evolution*, Yale Univ. Press, New Haven.
1941. GORDON (C.) and SANG (J. H.). — Nutrition and the gene antennaless, *Drosophila* (*Proc. R. Soc. London*, B **130**, 151-184).
1953. HALL (D. W.) and SMITH (I. C.). — Atypical forms of the wingless worker and the winged female in *Monomorium pharaonis* L. (*Hymenoptera Formicidae*) (*Évolution*, **7**, 127-135).
1943. HAYDAK (M. H.). — Larval food and development of castes in the honey-bee (*J. Econ. Ent.*, **36**, 778-792).
1902. JANET (C.). — Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*, Paris, Carré et Cie, 68 pages.
1940. MELAMPY (R. M.), WILLIS (E. R.) and MCGREGOR (S. E.). — Biochemical aspects of the differentiation of the female honey-bee (*Apis mellifera* L.) (*Physiol. Zool.*, **13**, 283-293).
1941. MICKY (G. H.) and MELAMPY (R. M.). — Cytological studies on fat cells in the larval honey-bee (*Apis mellifera* L.) (*Anat. Rec.*, **81**, suppl. 53).
1930. CÉTEL (E.). — Metamorphosis in the honey-bee (*J. Morph. and Physiol.*, **50**, 295-332).
1933. RHEIN (W.). — Ueber die Entstehung der Weiblichen Dimorphismus im Bienenstaate (*Z. Wiss. Biol.*, **129**, 601-665).
1953. WILSON (E. O.). — The origin and evolution of polymorphism in ants (*Quart. Rev. Biol.*, **28**, 136-156).
1916. ZANDER (E.). — Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene (*Z. Angew. Ent.*, **3**, 1-74).
1925. ZANDER (E.) and BECKER (F.). — Die Ausbildung des Geschlechtes bei der Honigbiene (*Erlangen Jahrbuch f. Bienenkunde*, **3**, 161-246).

PERIOD.	MATURITY.			WEIGHT.			LEG AREA.			WING AREA.			NUMBER of larvae.
	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	
C	d t-e	d t-e	d t-e	3.5 3.7	4.1 4.8	5.4 6.0							13 13
B	3 2 1 1/2 1	3.0 2.5 1.7 1.1	3 2 1/2 2 1 1/2	3.1 3.0 2.6 2.0	4.2 3.6 3.0 2.5	5.8 4.5 3.7 3.0	21 15 10 7	23 17 12 9	26 19 14 10	2 2 2 3	4 4 3.5 3	4 4 4 4	13 13 13 13
A	0.7 0.5 0.4 0.3 0.1 0 0 0	0.8 0.6 0.5 0.4 0.3 0.2 0.1 0	0.8 0.8 0.7 0.6 0.5 0.3 0.2 0	1.6 1.3 0.9 0.6 0.5 0.3 0.6 0.4	2.0 1.7 1.3 1.0 0.8 0.7 0.6 0.4	2.5 2.1 1.8 1.5 1.2 0.9 0.6 0.4	5 2 2 1 1/2	6 3 2 1.5	7 5 3 2	2 1 1 1	2.5 2 1.5 1 1	3 2 2 1	13 13 13 12 8 3 1

TABLE 1. — Summary of the ontogenies of larvae forming *a* type workers: averages and range of variation.

The C period was 2 days in three, and 1 day in ten cases.

PERIOD.	MATURITY.			WEIGHT.			WING AREA.			NUMBER of larvae.
	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	
C	d e	d e	d e	4.0 4.4	4.1 4.7	4.2 5.0				3 3
B	3 2 1 1/2 1 1/2 1	3 2.3 1.8 1.5 1.0	3 2 1/2 2 1 1/2 1	4.2 3.5 2.8 2.5 2.1	4.4 3.7 3.1 2.7 2.4	4.7 4.0 3.5 3.0 2.7	4 4 4 3 2	4 4 4 4 3	4 4 4 4 4	3 3 3 3 3
A	0.8 0.6 0.5 0.3 0 0.2 0	0.8 0.6 0.6 0.4 0.3 0.3 0.1	0.8 0.7 0.7 0.5 0.4 0.4 0.3	1.8 1.4 1.0 0.7 0.4 0.6 0.5	2.2 1.7 1.3 1.0 0.7 0.7 0.5	2.8 2.2 1.7 1.3 1.0 0.8 0.5	2 1 1 1 1	2 2 2 1 1	3 3 3 1 1	3 3 3 3 2 2

TABLE 2. — Summary of the ontogenies of larvae forming *b* type workers: average and range of variation.

All three had short C periods.

PERIOD.	MATURITY.			WEIGHT.			WING AREA.			NUMBER of larvae.
	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	
C	d t-e	d t-e	d t-e	4.5 4.9	4.7 5.3	5.1 5.7				4 4
B	2 1/2 1 1/2 1	2.9 1.9 1.0	3 2 1	4.7 4.2 3.3	5.0 4.4 3.8	5.2 4.7 4.5	4 4 4	5 5 5	6 6 6	4 4 4
A	0.8 0.7 0.6 0.5 0.5 0.5	0.9 0.8 0.7 0.6 0.6 0.5	0.9 0.8 0.8 0.7 0.6 0.5	2.8 2.3 1.7 1.1 1.0 0.9	3.1 2.5 2.1 1.6 1.2 1.0	3.5 2.8 2.4 2.0 1.5 1.1	3 3 3 1 1 1	4 4 3 2 1 1	5 4 4 2 2 1	4 4 4 4 4 3

TABLE 3. — Summary of the ontogenies of larvae forming *c* type workers: averages and range of variation.

The C period was 2 days in one, and 1 day in three cases.

Maturity index	WORKER NUMBER.							
	21		22		23		24	
	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.
d	4.0		3.6		3.2		4.5	
e	4.7		4.4		4.0		5.5	
t	—		—		4.2		5.5	
3	4.4	4	—	6	4.1	4	4.9	4
2 1/2	—	4	—	6	3.7-3.9 (x 2)	4	4.7	4
2	3.3-3.9 (x 6)	4	3.6-4.0 (x 3)	6	3.5	4	4.5	4
1 1/2	3.5 (x 2)	4	3.9-3.8 (x 2)	6	3.3-3.4 (x 2)	4	4.2	4
1	3.6	4	3.9	6	—	—	4.0	4
.9	3.8	4	3.4-3.9 (x 4)	5 1/2	3.0	3	3.3-3.9 (x 2)	4
.8	3.4	3	2.4-3.1 (x 3)	4 1/2	—	—	2.8	4
.7	—	—	—	—	2.4	2	1.8-2.3 (x 2)	1-3
.6	3.0	3	1.9	2	1.8	2	1.4	1
.5	2.3	2	1.3	1	0.9-1.5 (x 4)	1	—	—
.4	1.7	1	1.0	1	0.8	1	—	—
.3	1.2	1	0.6	1	0.6	1	—	—
.2	0.7	1					0.7	1

TABLE 4. — Daily details of weight, wing area, and maturity index for four larvae forming *d* type workers.

Dashes are used to indicate that a developmental stage was omitted, i.e. not observed in the daily examination. The duration (days) of the arrests of development are shown in brackets in the weight column.

PERIOD.	MATURITY.			WEIGHT.			WING AREA.			NUMBER of larvae.
	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	Min.	Mean.	Max.	
C	d	d	d	3.0	3.3	3.5				3
	e	e	e	3.4	3.7	3.9				3
	t	t	t	3.5	3.7	3.8				3
B	3	3.0	3	3.5	3.5	3.5	3	3	4	3
	2	2.3	2 1/2	3.0	3.1	3.1	3	3	3	3
	1 1/2	1.8	2	2.4	2.6	2.8	2	2	3	3
	1 1/2	1.5	1 1/2	2.0	2.1	2.1	2	2	2	3
	1	1.0	1	1.7	1.8	1.9	2	2	2	3
	0.9	1.0	1	1.4	1.6	1.7	2	2	2	3
A	0.8	0.9	0.9	1.2	1.4	1.6	1	2	2	3
	0.7	0.8	0.8	1.2	1.3	1.4	1	1	2	3
	0.6	0.7	0.8	1.0	1.1	1.2	1	1	1	3
	0.5	0.6	0.7	0.9	1.0	1.1		< 1		3
	0.4	0.5	0.6	0.8	0.9	1.0				3
	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	1.0				3
	0.2	0.4	0.6	0.6	0.7	1.0				3
	0	0.2	0.5	0.4	0.6	0.8				3

TABLE 5. — Summary of the ontogenies of larvae forming *e* type workers: averages and range of variation.

One took 16; one 17; and one 21 days in all. Only the 16 days covered by all three are given here.

MATURITY index.	INTERCASTE NUMBER.											
	1		2		3		4		5		6	
	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.	Weight.	Wing.
d	5.8		4.7		4.6		4.8		4.5		4.5	
e	6.8	25	5.9		5.8	23	6.0		5.6	16	6.0	12
t	—	—	—	—	6.3	20	—	—	—	—	—	—
3	7.0	23	6.3		6.7	17	5.7	16	5.6	16	6.2	12
2 1/2	6.6	21	5.9	21	6.1	16	5.4	16	—	—	—	—
2	5.6	15	5.6	17	5.6	15	—	—	5.6	16	5.1	12
1 1/2	—	—	5.3	14	4.6	10	5.2	16	5.7 (x 2)	13	4.9	9
1	4.6	10	4.9	12	3.7	6	4.3	11	5.3 (x 2)	11	4.5	7
.9	3.7	6	4.5	10	3.0	5	3.4	7	3.9	7	4.1	5
.9	2.8	3	3.7	8	—	—	—	—	—	—	3.3	4
.8	2.1	2	3.0	7	2.3	4	2.7	5	2.8	4	2.6	4
.7	1.5	1	2.5	4	2.0	3	2.0	4	1.9	2	2.2	3
.6	1.1	1	2.1	2	—	—	—	—	—	—	1.9	1
.5	0.7	1	1.5	1	1.7	2	1.5	3	1.1 (x 3)	1	1.3	1
.4			1.0	1	1.2	1	1.1	2			0.8	1
.3					—	—	0.7	1				
.2					0.7	1	0.4	1				
Number of ovarioles.	8 + 8		8 + 8		8 + 8		4 + 2		4 + 2		2 + 1	

TABLE 6. — Details of the ontogenies of six intercastes.

Number 6 had three periods of developmental arrest, the durations of which are indicated in brackets. Dashes show where stages are omitted, that is, not seen in the daily examinations.

MATURITY Index.	WEIGHT.	WING
d	4.8	
e	5.6	
3	5.8	32
2 1/2	5.8	26
2	6.0-5.8 (x 3)	15-16
1 1/2	4.2-5.6 (x 3)	13
1	3.4	6
.9	3.5-3.4 (x 2)	6
.8	2.9	4
.7	2.3	2
.6	1.7	2
.5	1.2	1
.4	1.0	1

TABLE 7. — Details of the daily weight, wing area and maturity of a microgyne.

The duration of each arrest of development is indicated in brackets in the weight column. Weight was lost in two cases and gained in one.

WEIGHT classes (mg.)	POPULATION CLASSES.										MATURITY stage.	
	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	I	<i>q</i>	Q	F	<i>m</i>		
0.6-	3	3	2		1	1	5		15	1	3	brain 0.4
1.0-		9	1		2	3	7'		22	1	8	
1.4-		1			1				2		1	
1.0-	3	3		1		1			8	1	2	brain 0.6
1.4-		7	3	3	1		8	1	23		8	
1.8-		3			2	5	3'	3	16	3	5	
2.2-							1	3	4	1	2	
2.6-							1	1	2			
3.0-					1				1			
1.0-	1								1			brain 0.8
1.4-	2	3							5			
1.8-		6	2			1			9	1	2	
2.2-		4		3		1	1	1	10	3	3	
2.6-			1	1	2	3	4'	1	12		8	
3.0-					1	1	7	2	11	1	1	
3.4-					1		1	1	3		2	
3.8-								2	2		1	
4.2-								1	1		1	

TABLE 8. — Weight frequency distributions of the various male and female types, at three stages of development in the A period.

The population categories are explained in the text. The position of the microgyne is shown by a dash. The symbols represent: a to e, classes of worker; I, intercastes; q, Q, small and large queens; m, M, small and large males; F, total females.

WEIGHT classes (mg.)	POPULATION CLASSES.										MATURITY stage.	
	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>I</i>	<i>q</i>	<i>Q</i>	<i>F</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	
1.4-	3								3			
1.8-		2	1						3			
2.2-		7	1						8			
2.6-		3	1						4	1	1	
3.0-		1		1	1		2'		3	3	7	
3.4-				1	1	1			5		6	
3.8-				1	2		1		4	1	2	
4.2-				1		2	1	3	7		1	
4.6-						2	4	2	8		1	
5.0-						1	5	2	8			
5.4-								1	1			
2.2-	1								1			
2.6-	1	4							5			
3.0-	1	5	1						7			
3.4-		2	2		3				7		1	
3.8-		2							2	2	1	
4.2-				2	1				3	2	6	
4.6-				2					2		6	
5.0-						2			2	1	1	
5.4-						4	1		5		2	
5.8-							5'	1	6		1	
6.2-							5	3	8			
6.6-							2	3	5			
7.0-									0			
7.4-								1	1			

TABLE 9. — Weight frequency distributions of the various male and female types, at two stages of development in the B period.

The population categories are explained in the text. The position of the microgyne is shown by a dash. Symbols as for Table 8.

WEIGHT classes (mg.)	POPULATION CLASSES.										MATURITY stage.	
	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>I</i>	<i>q</i>	<i>Q</i>	<i>F</i>	<i>m</i>		
2.6-		1							1			leg 3-segmented
3.0-		1							1			
3.4-	3	3							6			
3.8-		3	1		1				5			
4.2-		1	2		2				5			
4.6-		2		1	1				4	2		
5.0-		1		3					4	3	3	
5.4-						2			2		4	
5.8-		1					2'		3		4	
6.2-						2			2		2	
6.6-						1	1		2		2	
7.0-						1	4		5		1	
7.4-							2		2		2	
7.8-							2	2	4			
8.2-							2	5	7			
8.6-									0			
9.0-								1	1			
3.0-	2				1				3			immediately after defecation
3.4-	1	4			1				6			
3.8-		4	2		1				7	1		
4.2-		2	1	2	1	2			8			
4.6-		2		1		4	1'		8	2	1	
5.0-				1					1	2	3	
5.4-		1					2		3		4	
5.8-						1	4		5			
6.2-							2		2		4	
6.6-							2		2		3	
7.0-							1	3	4		2	
7.4-								2	2		1	
7.8-							1	2	3			
8.2-								1	1			
8.6-												

TABLE 10.— Weight frequency distributions of the various male and female types, at two late stages of development.

The population categories are explained in the text. The position of the microgyne is shown by a dash. Symbols as previously.

WING area.	POPULATION CLASSES.										MATURITY stage.	
	e	a	b	c	d	I	q	Q	F	m		
1	2	3	1	1	1	2	2	2	14			brain 0.6
2	1	8	2	3	2	2	9'	6	33	1	8	
3		2			1	2	2		7	1	6	
4										2	3	
5										1	1	
1	2								2			brain 0.8
2	1	6	2	1		1			11			
3		6	1	3	2		1	1	14		1	
4		1			1	3	5'	3	13			
5					1	1	3	3	8	1	4	
6							4	1	5		6	
7						1			1	1	2	
8										2	1	
9											2	
10										1	1	
11											1	
2	3	1	1						5			leg 1-segmented
3		8	1						9			
4		4	1	2	3				10			
5				1					1			
6				1	1	1	1'		4		1	
7						1	1		2		2	
8							2	4	6		1	
9							2	1	3		5	
10						2	1	3	6	3	3	
11						1	4		5	1	3	
12						1	2		3		2	
13											1	
14												
15										1		

TABLE 11. — Wing area frequency distributions of the various male and female types referred to in the text, at three stages of development.

The position of the microgyne is shown by a dash. Symbols as previously.

Wing area.	POPULATION CLASSES.										MATURITY stage.	
	<i>e</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>I</i>	<i>q</i>	<i>Q</i>	<i>F</i>	<i>m</i>	<i>M</i>	
1-	1	1							2			
3-	2	12	3	2	3				22			
5-				2	1				3			
7-												
9-												
11-						1		1	2			
13-						4	4'	4	12		2	
15-						1	3	3	7	1	3	
17-							5		5		2	
19-							1		1	2	4	
21-										1	6	
23-												
25-												
27-										1	1	
1-	3	13	3	2	3				24			
5-				2	1				3			
9-						1			1			
13-						2			2			
17-						1			1			
21-						2		1	3		1	
25-							1	1	2			
29-							3'		3	1	5	
33-							7	3	10	2	4	
37-							2	3	5	1	4	
41-											1	
45-										1	2	

TABLE 12. — Wing area frequency distributions of the various male and female types referred to in the text, at two stages in the B period.

In the first set, the unit areas are grouped in pairs, in the second set in fours, to economise space. The position of the microgyne is shown by a dash. Symbols as previously.

INFLUENCE DES REINES MORTES SUR LE DÉVELOPPEMENT OVARIEN DE JEUNES OUVRIÈRES D'ABEILLES (*Apis Mellifica*)*.

par Janine PAIN

Station de Recherches apicoles de Bures-sur-Yvette (Seine-et-Oise).

Chez les insectes sociaux, la reine ne cesse d'être entourée par une véritable cour. Chez les termites, les ouvriers lèchent avec avidité l'abdomen de leur reine, et on avait émis à ce sujet l'hypothèse d'une substance de castration contenue dans les téguments de la reine. Chez les abeilles, l'attractivité de la reine vis-à-vis des ouvrières est aussi très marquée. Est-ce l'odeur propre de la reine qui attire ainsi les ouvrières, ou s'agit-il en plus d'une substance qu'elles absorbent en nourrissant ou en léchant la reine, et qui, comme chez les termites, inhibe chez elles le développement de leurs ovaires ?

C'est tout à fait par hasard qu'en avril dernier j'ai constaté qu'une reine (noire) fécondée, morte naturellement dans une cagette d'expérience, continuait à intéresser les jeunes abeilles qui se trouvaient près d'elle, et cela pendant dix-sept jours. Quelques abeilles effleuraient la reine de leurs antennes, d'autres la léchaient. Lorsque cette reine mourut deux jours après son introduction dans une ruchette type Liebefeld (1), peuplée d'environ une centaine de jeunes abeilles âgées de deux jours, je la laissai en présence de celles-ci. Au bout de dix-sept jours, j'examinai les ovaires des ouvrières, et je constatai que, bien qu'elles aient reçu du pollen frais dès les premiers jours de l'expérience, leurs ovaires restaient atrophiés. Or j'ai déjà montré (Pain, 1951) que de jeunes abeilles encagées, soumises à une alimentation comportant du pollen frais, présentent, au bout de dix jours de nourrissage, des ovaires développés.

Cette atrophie des ovaires, normale en présence d'une reine vivante, ne l'est plus en présence d'une reine morte.

J'ai donc recommencé la même expérience avec une autre reine (noire) fécondée, elle était accompagnée de 50 abeilles âgées de un jour qui recevaient, dès le début de l'expérience, du pollen frais, du candi et de l'eau. Le lendemain, la reine est décapitée. Quinze jours après, 22 abeilles sont disséquées : aucun ovaire n'est développé, bien que l'on ait observé une consommation du pollen frais tout au long de l'expérience.

Voici, sous forme de tableau, les résultats d'expériences qui ont été conduites exactement comme les deux précédentes. Les reines étaient

(*) *Mémoire remis en 1954.*

(1) Cagette de 18 centimètres de haut sur 17 centimètres de large, et 4 centimètres d'épaisseur.

TABLEAU I

INTRODUCTION de la reine le	NATURE de la reine.	MORT de la reine le	MOYENS utilisés pour tuer les reines.	NOMBRE d'abeilles leur âge au début de l'expérience.	Durée du nourrissage en pollen frais.	% ovaires développés en présence de la reine morte.	% ovaires développés chez les témoins.
4/6/53, exp. III	♀ fécondée entière	4/6, qq. heures après	mort naturelle	80 de 1 jour	15 jours	20	
17/6/53, exp. IV	♀ fécondée entière	19/6, 2 jours après	glacière 0° pend. 45 min.	32 de 1 jour	15 jours	18,8	67,8
17/6/53, exp. V	♀ fécondée entière	19/6, 2 jours après	autoclavée pend. 1 h. 40	32 de 1 jour	15 jours	26	67,8
24/6/53, exp. VII	♀ vierge (1) entière	27/6, 3 jours après	autoclavée pend. 1 h.	30 de 1 jour	17 jours	24	
11/7/53, exp. VIII	♀ fécondée (2) entière	15/7, 4 jours après	autoclavée pend. 2 h.	30 de 1 jour	17 jours	16	
28/11/53, exp. XI	♀ fécondée (3) entière	28/11, qq. heures après	<i>tuée au CH CL₃</i>	30 de 3 jours	13 jours	85	100
18/12/53, exp. XII	♀ <i>fécondée</i> (4) <i>entière</i>	21/12, 3 jours après	mort naturelle	30 de 1 jour	16 jours	94,7	
18/12/53, exp. XIII	♀ fécondée (5) entière	21/10, 3 jours après	<i>tuée au CH CL₃</i>	30 de 1 jour	16 jours	80	
28/5/54, exp. XIV	<i>abdomen</i> ♀ fécondée 53	31/5, 3 jours après	section de l'abdomen	25 de 1 jour	15 jours	53,3	54,5
11/6/54, exp. XV	♀ vierge, née le 31/5	11/6, qq. heures après	tête écrasée	30 de 1 jour	11 jours	20	66,6
11/6/54, exp. XVI	<i>abdomen</i> , ♀ vierge, née 1/6	11/6, qq. heures après	section de l'abdomen	30 de 1 jour	11 jours	66,6	66,6

(1) Exp. VII. — Cette reine est née le 3/6. Elle fut d'abord utilisée dans une première expérience le 5/6 et mise en présence de 100 abeilles de un jour, recevant du pollen frais, afin d'évaluer le pourcentage d'ovaires développés en présence de reine vierge : aucun ovaire n'était développé. Ce n'est qu'en deuxième expérience qu'elle entra dans le tableau I.

(2) Exp. VIII. — Cette reine fécondée servit aussi dans une première expérience et mise en présence, le 9/6, de 300 abeilles environ, de un et deux jours, recevant du pollen frais : aucun ovaire n'était développé.

(3), (4), (5) Exp. XI, XII, XIII. — Ces trois reines fécondées étaient encagées depuis le 20 octobre, en présence d'une dizaine d'abeilles seulement, mais sans pollen. De plus, le 20 novembre, chaque reine reçut cinq nouvelles abeilles de un jour. Dans les expériences XII et XIII, les reines fécondées reçurent encore quelques abeilles de un jour. On a pu, de cette façon, conserver des reines fécondées pendant presque trois mois.

tuées au bout de quelques heures ou de quelques jours après leur introduction parmi les jeunes abeilles, puis placées à la glacière à 0°, ou dans un bain de vapeur plus ou moins prolongé, ou tuées par le CH CL_3 , ou encore la section d'une partie de leur corps (abdomen, tête ou thorax); quelques-unes moururent naturellement. Le nombre de jeunes abeilles utilisées par caquettes s'élevait à 30 abeilles (tableau I).

On considère que les ovaires sont peu développés lorsque le pourcentage d'accroissement ovarien ne dépasse pas 30 à 35 p. 100, alors que les ovaires des témoins peuvent varier de 55 à 100 p. 100. Sauf dans le cas des expériences XIV et XVI, où seul l'abdomen est offert aux abeilles, et dans l'expérience XII où la reine est restée deux mois en étuve avec quelques abeilles, les ouvrières se sont toujours occupées du cadavre de leur reine.

Du tableau I, il ressort qu'un cadavre de reine fécondée attire les ouvrières aussi fortement qu'un cadavre de reine vierge : les ovaires des ouvrières ne se développent que très peu, même en présence de pollen frais (exp. III et XV). De même les ovaires des ouvrières ne se développent pas davantage en présence d'une reine vivante, qu'elle soit vierge ou fécondée.

Qu'il n'y a pas de différences bien nettes lorsque les reines sont tuées par le froid ou par la vapeur (exp. IV et VIII) : le développement ovarien n'atteint que 18,8 p. 100 et 16 p. 100.

Par contre les deux reines tuées au chloroforme (exp. XI et XIII) n'inhibent pas le développement ovarien des ouvrières, puisque le pourcentage d'ovaires développés atteint dans un cas 85 p. 100 et dans l'autre 80 p. 100. Comme les téguments des deux reines ont été au contact des parois d'un tube de verre souillé par le CH CL_3 , il est très possible que la « substance inhibitrice » de la reine, si on admet que celle-ci se trouve dans la chitine, a été dissoute par le solvant. Ceci expliquerait ce fort pourcentage d'ovaires développés. Dans l'expérience XI, les abeilles ont continué à s'intéresser au cadavre de leur reine. On se trouverait peut-être en présence d'une substance liposoluble. Cependant, on ne peut rien affirmer de certain, car ces deux reines avaient été conservées en étuve en présence de quelques abeilles seulement, pendant deux mois. Dans l'expérience XII, la reine a été également maintenue en étuve pendant deux mois en présence de 10 abeilles au minimum, elle n'inhibe pas non plus l'accroissement ovarien, 94,7 p. 100 des ovaires sont développés. Cette reine mourut naturellement, cependant les ouvrières ne se sont pas occupées d'elle. On peut penser que, dans ce dernier cas, la « substance inhibitrice » du développement ovarien des ouvrières que la reine distribue normalement dans une ruche est absente, parce que la reine a été insuffisamment alimentée par un nombre restreint de nourrices.

Sauf dans les expériences XI, XII et XIII, les reines proviennent directement de ruches normales, ou ont été mises en présence d'un nombre d'abeilles important (100 à 300 jeunes abeilles). Le nombre d'abeilles soignant la reine est un facteur dont il faut tenir compte. Ceci serait d'ailleurs en rapport avec ce que les apiculteurs ont remarqué eux-mêmes : c'est-à-dire qu'une reine confinée dans un espace clos, en contact pendant

TABLEAU II

INTRODUCTION de la reine le	NATURE de la reine.	MORT de la reine le	MOYENS utilisés pour tuer les reines.	NOMBRE d'abeilles utilisé et leur âge au début de l'expérience.	DURÉE du nourrissement sur pollen frais.	% d'ovaires déve- loppés en présence de reine morte.	% d'ovaires développés chez les témoins.
22/6/53, exp. VI	♀ vierge entière	22/6, morte en	glacière 0° (1 h. 1/2)	50 de 2 jours	16 jours	20	67,8
18/9/53, exp. IX	♀ fécondée entière	18/9, morte	conservée en glacière	35 de 1 jour	16 jours	25	75
18/9/53, exp. X	♀ fécondée entière	18/9, morte	conservée en glacière	35 de 1 jour	16 jours	25	75
11/6/54, exp. XVII a	♀ fécondée entière	11/6, reine 54 morte	tuée par ouvrières	30 de 1 jour	12 jours	15,3	66,6
11/6/54, exp. XVIII a	<i>abdomen</i> ♀ fécondée	11/6, morte	tuée par ouvrières	30 de 1 jour	12 jours	69,2	66,6
11/6/54, exp. XVIII b	tête thorax ♀ XIII a	11/6, morte	tuée par ouvrières	30 de 1 jour	12 jours	7,69	66,6
23/6/54, exp. XVIII b'	tête thorax ♀ XIII a	11/6, morte	tuée par ouvrières	30 de 1 jour	19 jours	8,33	80
24/6/54, exp. XVII b	tête ♀ XVII a	11/6, morte	tuée par ouvrières	30 de 1 jour	17 jours	28,57	
24/6/54, exp. XVII c	<i>thorax</i> ♀ XVII a	11/6, morte	tuée par ouvrières	30 de 1 jour	17 jours	58,3	
29/6/54, exp. XIX	<i>nymphe</i>	29/6, nymphe morte	en naissant	30 de 3 jours	16 jours	99,9	80
5/7/54, exp. XX	<i>abdomen</i> , ♀ fécondée	1/7, morte	tuée par ouvrières	30 de 3 jours	14 jours	66,6	58,3
5/7/54, exp. XXI	<i>abdomen</i> , ♀ fécondée	5/7, morte	tuée par ouvrières	30 de 3 jours	15 jours	91,6	58,3
16/7/54, exp. XVIII c	<i>thorax</i> , ♀ XVIII a	16/7, morte	tuée par ouvrières	30 de 1 jour	19 jours	41,66	70

plusieurs jours avec un nombre limité d'abeilles (expédition de reines par la poste), ne reprend pas toujours sa ponte immédiatement et son acceptation dans la nouvelle ruche est plus délicate.

Il est difficile d'expliquer pourquoi les abeilles ne s'intéressent pas à un abdomen de reine morte, vierge ou fécondée, alors qu'elles s'intéressent à un thorax ou une tête de reine isolée, mais, comme il s'agit de reines mortes, il se peut que la substance ait été détruite.

J'ai pensé que les reines qui n'étaient tuées que trois ou quatre jours après leur admission dans les cagettes pouvaient inhiber plus complètement le développement ovarien des ouvrières, en leur distribuant de leur vivant ce que Butler appelle *the queen substance*.

Cas de l'expérience V où une reine fécondée est tuée deux jours après son admission : 26 p. 100 d'ovaires développés et l'expérience VIII où la reine fécondée est tuée quatre jours après : 16 p. 100 d'ovaires développés. On considère que, de toute façon, le pourcentage d'accroissement ovarien est dans ce cas inférieur à celui fixé comme pourcentage positif (au delà de 50 p. 100).

C'est pourquoi j'ai refait une deuxième série d'expériences où les reines sont introduites mortes dans les cagettes (tableau 2).

Du tableau II, il ressort que le cadavre de reine fécondée attire les ouvrières tout comme le cadavre de reine vierge, expériences VI, IX et X : le pourcentage des ovaires développés reste faible : 20 et 25 p. 100 d'ovaires sont développés. On reste toujours dans la zone des très faibles accroissements ovariens. La tête et le thorax réunis sont plus attractifs que l'abdomen seul : 69,2 p. 100 des ovaires sont développés en présence de l'abdomen d'une reine fécondée contre 8,33 p. 100 en présence du thorax, des pattes et de la tête réunis. Cette attraction se poursuit même au cours d'un deuxième essai en présence de nouvelles abeilles : les ovaires des ouvrières du deuxième essai ne sont pas plus développés : 8,33 p. 100. Au cours d'un troisième essai, en utilisant le thorax seulement, 41,66 p. 100 des ovaires sont développés.

La tête isolée d'un cadavre de reine provenant de l'expérience XVII a donne à nouveau un pourcentage faible d'ovaires développés : 28,57 p. 100. Une tête isolée d'ouvrières n'intéresse pas les jeunes abeilles.

Par contre, le thorax isolé provenant de la même reine (XVII a) attire moins les ouvrières et, corrélativement, le développement ovarien atteint 58,3 p. 100.

D'autre part, un cadavre de reine encore à l'état de nymphe n'empêche pas les ovaires des ouvrières de se développer. Il ne les intéresse aucunement, sans doute la « substance inhibitrice » ne se trouve-t-elle que dans l'imago.

L'odeur d'une cagette ayant contenu le cadavre d'une reine féconde attractive (exp. XVII a) ne suffit pas à provoquer le développement ovarien des jeunes abeilles encagées à nouveau dans la même enceinte : 80 p. 100 des ovaires sont développés, bien que la cagette les intéresse vivement pendant quelques heures.

RÉSUMÉ DES TRAVAUX DE C. G. BUTLER

Butler a étudié la « substance inhibitrice » émise par la reine, mais par une méthode tout à fait différente. Son travail porte sur l'importance de la reconnaissance, par une colonie d'abeilles, de la présence de sa reine. La méthode utilisée par cet auteur, pour déceler le moment où les ouvrières s'aperçoivent de l'absence de leur reine, est l'apparition dans la ruche de cellules royales. Les abeilles d'une colonie munie d'une reine pondreuse active ne construisent pas normalement de cellules royales, ni ne tolèrent la présence de telles cellules dans leur ruche. Dans une première expérience, des reines pondreuses sont encagées de telle sorte que le degré de séparation entre une reine et ses ouvrières peut varier depuis l'association libre avec les ouvrières jusqu'à la séparation la plus complète. Lorsque les abeilles peuvent s'approcher très près du corps de leur reine, elles ne construisent pas de cellules royales. Si, au contraire, on supprime le contact entre les ouvrières et la reine (reine séparée des ouvrières par un double grillage), elles construisent des cellules royales. La vue de la reine ainsi que son odeur sont insuffisants pour empêcher la construction des cellules royales. Plus la colonie est forte, plus la reine doit être accessible aux ouvrières, si l'on veut inhiber la formation de telles cellules. Ces résultats suggèrent que les ouvrières obtiennent normalement de leur reine une substance qui inhibe la construction de cellules royales, à condition toutefois que la substance obtenue soit en quantité suffisante et que les ouvrières soient en contact direct avec la reine. Mais il est peu probable que chaque membre de la colonie obtienne directement de la reine la substance inhibitrice. Il semble plus plausible d'admettre qu'un nombre limité d'abeilles obtiennent cette substance, qui est ensuite partagée avec tous les autres membres de la colonie. Butler prouva effectivement qu'il y a passage de la substance d'une abeille à l'autre. Il divise en trois parties une colonie forte. La partie A reçoit du couvain, des adultes et la reine. La partie B reçoit du couvain très jeune et des adultes. La partie C reçoit aussi du couvain jeune et à peu près le même nombre d'abeilles adultes que le nucleus B. Le trou de vol des trois nuclei est obturé; dix minutes plus tard, 20 ouvrières choisies au hasard dans le nucleus A sont introduites en B. Toutes les cinq minutes, 20 ouvrières sont ainsi transportées de A en B. Le nucleus C ne reçoit aucune abeille et sert de contrôle; quatre heures après, les trois nuclei sont examinés: en C, il observe trois cellules royales; en A et B, aucune trace de cellule royale. Les abeilles de A, où se trouve la reine, transportent avec elles la substance inhibitrice, qu'elles distribuent aux abeilles de la colonie B, puisque à aucun moment il n'y a formation d'ébauches royales. D'autre part, les abeilles orphelines de B obtiennent une quantité suffisante de substance, puisqu'elles sont capables d'inhiber complètement la formation de cellules royales.

Des observations ont montré que les abeilles d'une colonie obtiennent la « substance inhibitrice » en léchant le corps et plus particulièrement l'ab-

domen de la reine. La substance est ensuite offerte aux autres membres de la colonie. Voici le résumé de l'expérience qui a permis à Butler d'atteindre cette conclusion : une petite colonie est divisée en deux parties A et B à peu près égales, comprenant des adultes, des provisions et du couvain de tous âges. Ces deux nuclei sont accolés, mais séparés par une partition de bois, verticale. Les abeilles du nucleus A ne peuvent pénétrer dans le nucleus B et vice versa. Les abeilles A peuvent voler, mais non celles de B. Au milieu de la partition, il fore un trou qu'il ferme par un ruban de caoutchouc percé d'un autre orifice dans lequel il maintiendra une reine. Cette reine est exposée de telle façon que la tête seule ou la tête accompagnée du thorax et des pattes soit exposée aux abeilles du nucleus A, tandis que le thorax et l'abdomen, ou seulement l'abdomen, est exposé en B. Quarante-huit heures après, les nuclei sont examinés. On voit alors qu'il n'est pas nécessaire, pour les abeilles d'une colonie, de nourrir leur reine ou de se nourrir de ses excréments pour obtenir la « substance ». Cette substance provient de toutes les parties du corps de la reine, mais, pour qu'elle inhibe complètement la formation de cellules royales, il faut que les abeilles aient accès à un minimum de surface du corps de la reine. Plus la colonie d'abeilles est petite, moins grande est la surface du corps de la reine sollicitée par les ouvrières.

Le nombre de cellules royales construites en quarante-huit heures par un groupe d'abeilles d'une race donnée dépend du nombre d'abeilles composant le groupe.

Butler imagina un appareil qui permettait l'accès de groupes déterminés d'abeilles d'une même colonie à leur reine pendant des périodes de temps plus ou moins limitées. L'expérience durait une heure. Il put confirmer qu'il existe une quantité minimum de « substance » par unité de temps, nécessaire pour empêcher un nombre donné d'abeilles de construire des cellules royales.

Dans les cas de supersédure, on trouve des cellules royales dans les colonies. La reine produirait, dans ce cas, la « substance inhibitrice », mais n'en produirait pas assez pour inhiber complètement la formation de cellules royales. Cette faible production de « substance » paraît être associée dans ce cas à une faible production d'œufs de la part de la reine.

Cette substance, selon Butler, est très fugace : une reine morte n'attire plus les ouvrières que pendant une ou deux heures, et la quantité de « substance inhibitrice » qu'elles obtiennent de la reine est seulement suffisante pour différer de quelques instants la formation de cellules royales.

Il pense enfin que des reines vierges paraissent produire une substance inhibitrice de même qualité que celle produite par des reines pondeuses.

DISCUSSION

Le problème de la substance attractive de la reine peut être abordé de deux manières différentes. Dans le premier cas, elle se manifeste en inhibant la formation de cellules royales (Butler). Dans l'autre, en inhibant le déve-

loppement ovarien des ouvrières (Pain). Dans le cas des reines mortes (Pain), les abeilles encagées ne peuvent sortir, leur nombre est restreint (30 abeilles), le couvain est absent. La présence de la reine vivante ou morte ne peut se traduire que par l'inhibition du développement ovarien des ouvrières. Butler, au contraire, travaille sur des colonies dont l'entrée est libre. Le nombre d'abeilles est élevé, du couvain jeune est présent dans les colonies. La présence de la reine peut se manifester par l'inhibition de la formation de cellules royales.

Le corps entier de la reine contiendrait cette substance, mais l'abdomen serait plus particulièrement attractif (Butler). Je trouve, au contraire, que la substance inhibitrice du développement ovarien des ouvrières serait contenue plutôt dans la tête (Pain).

Pour Butler, cette substance est fugace (quelques heures). Elle serait au contraire très stable, et sa stabilité peut durer au delà de quinze jours (Pain).

La différence des résultats tient au fait qu'on ne peut comparer les deux méthodes. Il se peut que la quantité nécessaire de « substance inhibitrice » ne soit pas la même pour inhiber la formation de cellules royales d'une part, et le développement ovarien des ouvrières d'autre part. Le « test ovaire » est très probablement plus sensible que le « test cellules royales », vu la petite quantité d'abeilles qu'il implique. Toutefois le fait que la première substance inhibitrice est répartie sur tout le corps et l'autre dans la tête seulement est plus difficile à expliquer; l'existence de plusieurs substances dans différentes glandes n'est pas à exclure.

Cette substance est présente à la fois chez les reines vierges ou fécondées (Pain-Butler). Il semble que les reines vierges produisent une substance de qualité semblable à celle des reines fécondées (Butler).

On ne connaît rien de bien défini sur la nature de cette substance. On pense qu'elle serait peut-être liposoluble (Pain).

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Des reines tuées quelques jours après leur introduction près de jeunes abeilles encagées, ou présentées mortes au début de l'expérience, continuent à intéresser les ouvrières pendant plus de quinze jours.

Les ovaires des ouvrières ne se développent pas, ou très peu, bien qu'elles aient reçu du pollen frais dès les premiers jours de l'expérience.

Les pourcentages d'ovaires développés en présence de cadavres de reines varient de 0 p. 100 à 26 p. 100, alors que les témoins sans reine de 55 p. 100 à 100 p. 100.

Un cadavre de reine fécondée attire les ouvrières aussi fortement qu'un cadavre de reine vierge.

Par contre, des reines tuées au chloroforme n'inhibent pas le développement ovarien des ouvrières. On a pensé qu'il s'agissait peut-être d'une substance liposoluble contenue dans les téguments de la reine. D'autres expériences seront à faire dans cette voie.

Une reine conservée pendant deux mois en étuve en présence de quelques abeilles et dont le cadavre n'attire plus les ouvrières n'inhibe pas le développement ovarien de celles-ci.

De même, un cadavre de reine à l'état nymphal n'inhibe pas non plus le développement ovarien.

On pense que la « substance inhibitrice » de la reine ne serait présente que chez l'imago. Cette substance existerait à la fois chez les reines fécondées ou vierges, à condition toutefois que les reines aient été alimentées par un nombre suffisant de nourrices.

La tête reste la partie du corps de la reine la plus attractive. Il ne s'agit donc pas, dans ce cas, d'une excitation visuelle due à la présence du corps entier de la reine.

Une cagette ayant contenu le cadavre d'une reine fécondée attractive ne suffit pas à provoquer le développement ovarien des jeunes abeilles encagées dans la même ruchette.

Enfin cette substance est stable, puisque des cadavres restent attractifs pendant plus de quinze jours.

Cependant, pour être plus affirmatif dans nos conclusions, il nous reste à isoler cette substance, car l'hypothèse d'une influence tactile au moins partielle ne peut être tout à fait exclue.

Je signalais dans un travail précédent, en critiquant les travaux de Mussbichler, qu'une des raisons probables de l'atrophie ovarienne des ouvrières était la perte continue d'une substance de fécondité qu'elles donnent à la reine d'une manière continue (gelée royale). Il faut donc maintenant y ajouter la distribution par la reine d'une « substance de stérilité » sécrétée par les glandes tégumentaires de la reine.

BIBLIOGRAPHIE.

1954. BUTLER (C. G.). — The importance of "queen substance" in the organisation of the social life of the honeybees.
1952. MUSSBICHLER (A.). — Die Bedeutung äusserer Einflüsse und der Corpora allata bei der Afterweiselentstehung von *Apis mellifica* (*Zeitsch. f. Vergleich. Physiol.*, **34**, 207).
1951. PAIN (J.). — L'alimentation et le développement des ovaires chez l'ouvrière d'Abeille (*Arch. Inter. Physiol.*, **59**, **2**, 23). — 1953. La « substance de fécondité » dans le développement des ovaires des ouvrières d'Abeilles. Critique des travaux de Müssbichler (*Insectes Sociaux*, **1**, **1**, 59).
-

STEHEN ERKRANKUNGEN UND TOTENFALL DER BIENEN IM WINTER IM ZUSAMMENHANG MIT WITTERUNGSFAKTOREN ?

Dr. Leopold SCHUA (1)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München.

EINLEITUNG

Die Honigbiene wird im erwachsenen Zustand ebenso wie ihre Brut von vielen Krankheiten befallen, die manchmal zu einer starken Dezimierung oder sogar zum Untergang eines ganzen Bienenvolkes führen können.

In der Praxis interessiert meistens nur die Frage, wann es zu einem seuchenhaften, akuten Auftreten einer Krankheit kommt, die dann schwere wirtschaftliche Schäden nach sich ziehen kann. Solange sie jedoch nur auf eine geringe Zahl von Einzelindividuen eines Volkes beschränkt bleibt, also nicht als Seuche auftritt (nach A. BORCHERT — Nosemabefall zum Unterschied von Nosemaseuche) wird dem wenig Beachtung geschenkt. Dessen ungeachtet läuft aber in jedem einzelnen Tier der Krankheitsprozess mehr oder weniger durch Aussenfaktoren begünstigt ab. Am Ende steht der Tod.

Aus der Humanmedizin wissen wir, dass bei bestimmten sogenannten pathogenen Wetterlagen, eine Häufung der Todesfälle eintritt und zwar nicht nur bei Kranken, sondern auch bei Gesunden, aber gealterten Menschen. Ebenso kann es zu einem Ansteigen der Erkrankungen kommen, das aber mit einer Seuche nichts zu tun hat. Hierbei kann entweder eine erhöhte Disposition des kranken Organismus oder eine erhöhte Virulenz des Erregers, bedingt durch bestimmte meteorologische Einflüsse vorliegen.

In diesem Zusammenhang interessierte, ob auch bei Bienen eine erhöhte Mortalität bei gewissen Witterungsverhältnissen auftritt. Ein jahreszeitlich gehäuftes Auftreten der Bienenseuchen ist uns schon bekannt (O. MORGENTHAUER).

(1) Herrn Prof. Dr. K. v. Frisch und Frau Prof. Dr. R. Beutler danke ich für ihr Entgegenkommen, das mir die Durchführung der Versuche ermöglichte, ferner gilt mein Dank Herrn Veterinärarzt Dr. Wojtek von der Bayer. Landesanstalt für Tierseuchenbekämpfung, für seine Mithilfe bei der Feststellung der Krankheitsbefunde. Ebenfalls danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft mit deren Hilfe die Untersuchungen beendet werden konnten.

METHODE

Für die Durchführung der Versuche wurden die Wintermonate gewählt, da es in dieser Zeit, durch das enge Beisammensein des Bienenvolkes in der Wintertraube, ohne Betätigung im Freien und durch eine geeignete Methode ermöglicht war, sämtliche Bienen zu erfassen, die im Laufe des Winters starben, um sie dann einer Untersuchung zuzuführen.

Die im Verlauf des Winters gestorbenen Bienen bleiben entweder im Stock am Boden liegen oder werden bei schönem, warmen Wetter von anderen aus dem Stock hinausgetragen. Es galt nun in erster Linie, diese hinausgetragenen Bienen sicherzustellen. Wenn man an schönen, warmen Wintertagen die Bienen beobachtet, so sieht man, dass die Toten nicht allzuweit vom Stock weggetragen werden, manchmal sogar nur bis

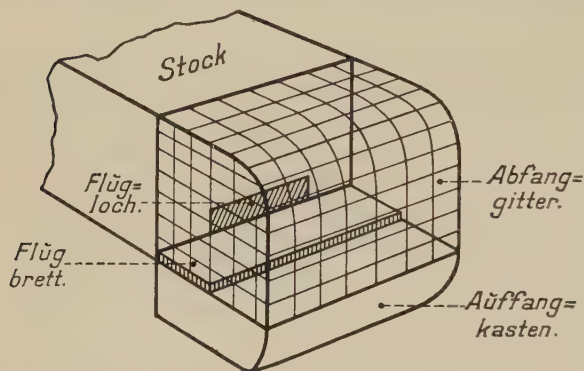


Abb. 1. — Absperrgitter vor einem Bienenstock.

vor das Flugloch. Diese toten Bienen sind aber eine von den Vögeln sehr begehrte Bereicherung ihrer Winternahrung und liegen daher nicht lange vor den Bienenstöcken. Um das Wegtragen toter Bienen zu verhindern, brachte ich bei einigen Ständen vor dem Flugloch, an der Stirnseite der Stöcke, ein Gitter an, durch dessen Maschen die Bienen

zwar hindurch kriechen konnten, um sich bei schönem Wetter zu entleeren, ein Verschleppen der Toten aber verhindert wurde (S. Abb. 1). Andere Stöcke stellte ich in einen grossen Flugkäfig, der durch Gazevorhänge für jedes Volk noch unterteilt war. Diejenigen Bienen, die im Stock am Boden liegen geblieben waren, holte ich mit einer langen Feder durch das Flugloch vorsichtig heraus, um jede Störung des Volkes weitgehend zu vermeiden. Die toten Bienen wurden täglich eingesammelt und jeweils auf Nosema, Milben, Pilzbefall und Ruhr, teils in der Bayer. Landesanstalt für Tierseuchenbekämpfung in Schleißheim, teils gleich im Zoologischen Institut untersucht.

Bei allen Versuchen standen die Bienen-Stöcke im Garten des Zoologischen Institutes in München, mit den Fluglöchern in südlicher Richtung.

Um die meteorologischen Vorgänge zu erfassen, waren in nächster Nähe der Versuchsstände meteorologische Messgeräte in Schutzhäuschen aufgestellt. Registriert wurden laufend, die Temperatur der Umgebungsluft, die relative Feuchtigkeit der Luft, der Dampfdruck, die Helligkeit, die Bedeckung, die Sonnenscheindauer, der Wind und der Luftdruck. Die

anderen Faktoren, wie Luftkörper, Frontendurchgänge, Föhnwetterlagen und luftelektrische Feldunruhe, sowie Störungen im Langwellenbereich wurden mir in entgegenkommender Weise vom Wetterdienst, vom Meteorologischen Institut der Universität und von der Physikalisch-Bioklimatischen Forschungsstelle in München zur Verfügung gestellt. Diesen Institutionen möchte ich dafür an dieser Stelle meinen Dank aussprechen.

Als Bienenmaterial standen mir Nigra-, Krainer- und Heidevölker zur Verfügung. Es handelte sich dabei also im wesentlichen um Bienenrassen, die in unserem Klima zu Hause sind und daher wohl am ehesten normale Ergebnisse erwarten liessen. Um genügend statistisches Material zu erhalten, wurden die Untersuchungen im Verlauf von vier Wintern durchgeführt.

ERGEBNISSE :

Die Verluste die die einzelnen Völker erlitten, waren überraschend niedrig. Der tägliche Durchschnitt betrug in allen Jahren nur 6 Bienen. Setzen wir die Verluste der einzelnen Bienenvölker in Beziehung zur jeweiligen Gesamtstärke, so zeigt sich, dass der normale Ausfall, den die Völker im Winter erlitten, im

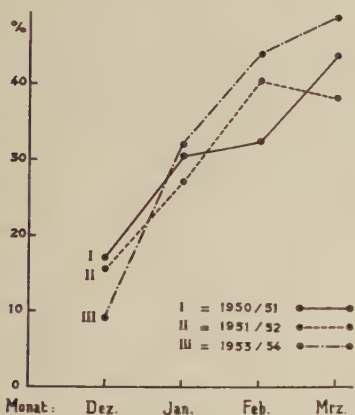


Abb. 2. — Die Verteilung der Todesfälle auf die einzelnen Wintermonate. Die Prozente sind auf die Gesamtzahl der Ausfälle bezogen.

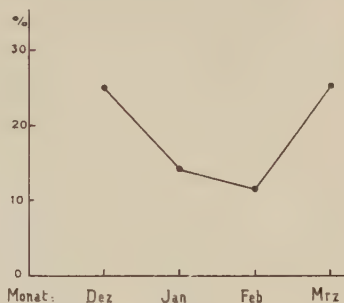


Abb. 3. — Die Verteilung der Erkrankungen auf die einzelnen Wintermonate. Die Prozente sind auf die jeweiligen monatlichen Ausfälle bezogen.

Vergleich zu ihrer Volksstärke nicht allzuhoch war. So betrugen die Ausfälle im Winter 1950/51 nur 8 %, im Winter 1951/52 waren es 15,5 % und im Winter 1953/54 nur 12 % (1). Weiter zeigte sich, daß die Zahl derer, die nachweisbar eine Erkrankung aufwiesen, verhältnismässig gering war. So

(1) Die Stärke der einzelnen Völker wurde nach kurzer Unterkühlung (dadurch Erstarren der Bienen) und zeitweiliger Betäubung mit Lachgas, durch Abzählen festgestellt. Nach dieser Prozedur erholten sich die Bienen wieder sehr rasch. Die Zählungen wurden erst nach Beendigung der Untersuchungen im Frühjahr durchgeführt. Die Verlustzahlen der einzelnen Völker zu ihrer Reststärke dazugezählt, ergaben die Ausgangsstärken zu Beginn der Untersuchungen im Herbst.

fanden sich im ersten Winter von allen Ausfällen 25,3 % erkrankte Bienen; im zweiten Winter nur 19,2 % und im dritten Winter 19,5 %.

Wie aus der Abbildung 2 hervorgeht, sind die Ausfälle in den einzelnen

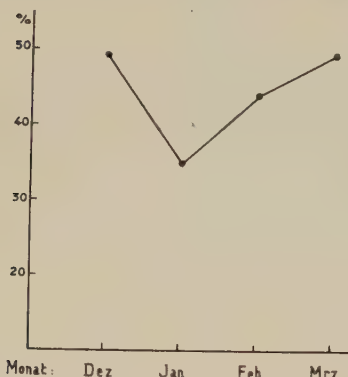


Abb. 4. — Die Verteilung der Nosemafälle auf die Wintermonate, bezogen auf die monatliche Anzahl kranker, toter Bienen.

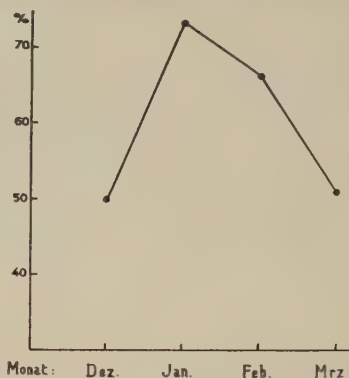


Abb. 5. — Die Anzahl der von Pilz befallenen Bienen bezogen auf die monatliche Anzahl kranker, toter Bienen.

Wintermonaten unterschiedlich. Aus dieser Verteilung können wir schließen, daß mit der Dauer des Winters die Widerstandskraft der Bienen sinkt, was sich in einem Ansteigen der Ausfälle deutlich bemerkbar

macht. Von diesen Ausfällen zeigt Abbildung 3 den Anteil an Erkrankungen pro Monat. Es ist ein Tiefstand im Januar und nachher ein Anstieg zu sehen, der im März höhere Werte erreicht. Hier spiegelt sich wohl die selbe Erscheinung wieder, die schon von O. Morgenthaler u. A. Borchert bei Untersuchungen von Bienenproben über die jahreszeitliche Verteilung der Erkrankungen festgestellt worden war. Wie sich Pilzbefall und Nosemaerkrankungen verteilen, zeigen die beiden Diagramme (Abb. 4 und 5). Milben wurden nur äusserst selten gefunden und Ruhrerkrankungen traten, wenn überhaupt, dann erst zu Beginn des Frühjahrs (Ende März-April) auf.

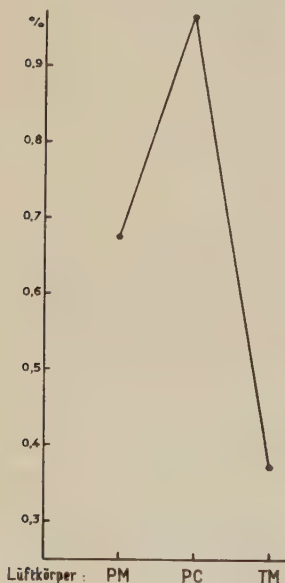


Abb. 6. — Die Todesfälle an Tagen mit PM, PC und TM Luftkörpern. Die Prozent sind bezogen auf die Gesamtzahl der Ausfälle.

Nach A. BORCHERT sind es stets im Spätherbst ca. 1-4 % des gesamten Bienenvolkes, die an Nosema erkrankt sind. Es ist also ein verhältnismässig kleiner Teil, der den Parasiten mit in den Winter nimmt. Erst gegen das Frühjahr zu steigt dann die Anzahl der mit Nosema infizierten Bienen an, wohl auch auf Grund des steigenden Pollenverbrauches (R. BEUTLER). Ein ähnliches Ansteigen zeigte sich bei den vorliegenden Untersuchungen (Abb. 4). Die Anzahl der von Pilz befall-

lenen Toten steigt dagegen schon im Januar und Februar leicht an (Abb. 5).

Welchen Einfluß hat nuns da Wetter der Wintermonate auf den Verlauf des Totenfalles gehabt?

Beim Vergleich mit den Luftkörpern ist festzustellen, dass die Anzahl der Todesfälle je nach Art der Luftmasse, verschieden groß war. Wie aus Abbildung 6 ersichtlich ist, zeigt sich ein Ueberwiegen der Todesfälle bei polarkontinentaler Luft (PC) mit 0,96 % pro Tag gegenüber der polar-maritimen Luft (PM) mit nur 0,67 %. Wesentlich niedriger liegen die Ausfälle bei tropikmaritimen Luftkörpern (TM) (1). Es sterben also die meisten Bienen bei polarer Luft, vielleicht mit infolge der niederen Temperaturen, doch können auch die anderen im Gefolge dieser Wetterlage sich ändernden Faktoren von Einfluß sein.

Während der Untersuchungen habe ich festgestellt, daß zum sicheren Ueberwinden einer Kälteperiode die Wintertraube eine gewisse Größe haben muß.

Ist die Traube aber klein und kommen Tage mit tiefliegenden Temperaturen, so steigt die Zahl der Ausfälle in diesem Volk stark an. Ist die Kälteperiode nur kurz, so erholt sich das Volk einigermaßen wieder, ist aber durch die vorangegangene Dezimierung geschwächt und demzufolge schon für kleinere Temperaturstürze empfindlicher geworden. Hält die Kälteperiode aber länger an, so steigen die Verluste sprunghaft hoch, da wahrscheinlich der Temperaturhaushalt im Stock nicht mehr geregelt werden kann und das Volk geht nach kurzer Zeit ein. Hinzu kommen kann in diesem Fall dann noch eine Ruhrerkrankung, die die letzten Reste des Bienenvolkes hinwegrafft.

Bei dem folgenden meteorologischen Einzelereignis, dem Kaltfrontdurchgang, das in gewissen Abständen auftritt und von dem auf Grund vieler Untersuchungen aus der Meteoropathologie ebenso wie beim Men-

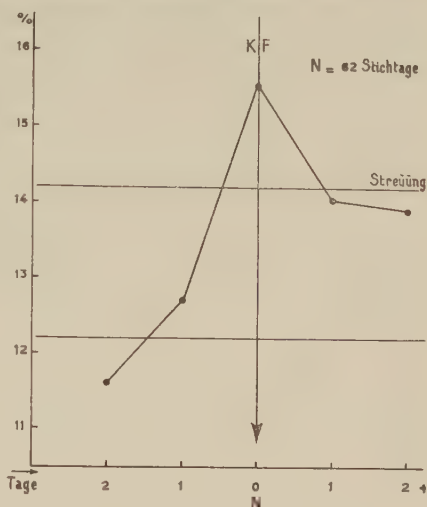


Abb. 7. — Die Häufung der Todesfälle an Kaltfronttagen (N = Stichtage). Die Prozent sind bezogen auf die Gesamtausfälle.

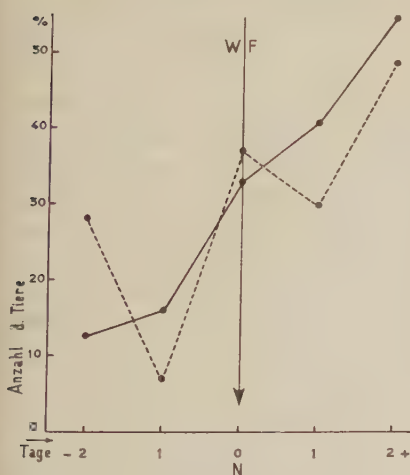


Abb. 8. — Die Verteilung toter, von Pilzen befallener Bienen bei WF.

gen, das in gewissen Abständen auftritt und von dem auf Grund vieler Untersuchungen aus der Meteoropathologie ebenso wie beim Men-

(1) Die Gesamtzahl der untersuchten Todesfälle in den 3 Wintern betrug 7 877 Fälle.

schen evtl. auch bei den Bienen ein Zusammenhang mit den Sterbefällen erwartet werden konnte, wurden die gefundenen Werte nach der Methode der Synchronen Stichtage (N-Methode, LINKE und DE RUDDER) bearbeitet. Hierbei wird tatsächlich ein Zusammenhang deutlich. So lässt sich an Kaltfronttagen ein Gipfel der gesamten Todesfälle feststellen, der über den Bereich der normalen Streuung liegt (Abb. 7). An Warmfronttagen ist kein Anstieg zu finden. Erst nach dem Durchgang der Warmfront, besonders am zweiten Tag, steigen dann die Todesfälle, wohl schon beeinflusst durch nachfolgende Kaltfronten an. Inwieweit in diesen Zeiten

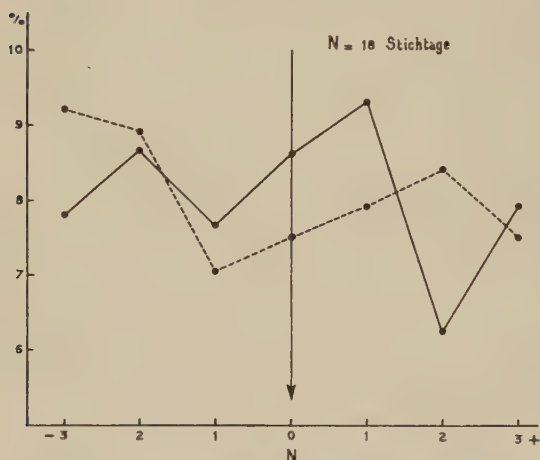


Abb. 9. — Tage mit elektrischen Feldstörungen Type b (n. R. REITER). N = Stichtage.

auch ein Infektionsanstieg noch gesunder Bienen im Volk eintritt, lässt sich mit den bisherigen Methoden nicht feststellen. Die Schnelligkeit eines Infektionsanstieges bräuchte dabei nicht weiter verwundern. A. BORCHERT fand bereits 1 1/2 Stunde nach künstlicher Ansteckung die ersten frischen Herde im Darm und nach O. MORGENTHALER ist ohne weiteres eine Durchsetzung der gesamten Darmwand in 24 Stunden möglich; bald danach lassen sich auch schon fertig entwickelte

Sporen feststellen. Die Schnelligkeit des weiterschreitens der Infektion ist dabei wohl weitgehend vom physiologischen Zustand des Mitteldarmes abhängig, der möglicherweise wiederum wettersbeeinflusst sein kann.

Beim Pilzbefall erkennt man infolge eines Ansteigens dieser Fälle nach Warmfronten und vor KF einen wahrscheinlichen Zusammenhang mit dem Temperaturanstieg (CHRISTOPHERSEN J.) im Warmsektor (Abb. 8.)

Da sich in letzter Zeit mehrmals der Einfluß von Störungen des elektrischen Potentialgefälles der Luft und Störungen im Langwellenbereich (R. REITER), als meteorotrop erwiesen haben, möchte ich nicht versäumen, auch diese Faktoren einer Prüfung zu unterziehen. Dabei ergibt sich, daß bei Feldstörungen einen Tag nach dem Stichtag eine Häufung der Todesfälle eintritt (siehe Abbildung 9), die aber noch innerhalb der Streuung liegt. Ebenso wenig lässt sich ein Zusammenhang mit übernormalen Langwellenstörungen finden.

Das Hinaustragen toter Bienen geschah nur bei warmer Witterung, wobei noch fördernd eine starke Einstrahlung dazu kam, die zu Reinigungsflügen einen Anreiz gab (W. A. LAMMERT und LEITNER).

Um einen ev. Einfluß der Einstrahlung festzustellen, wurden die einzelnen Tage in zwei Gruppen eingestuft; erstens solche, die eine Sonnen-

scheindauervon mehrals drei Stunden aufwiesen, also Tage mit einer längeren Einstrahlung und zweitens Tage, die unter dem Mittel von drei Sonnenscheinstunden lagen. Die durchschnittlichen Ausfälle pro Tag bei diesen beiden Tagesgruppen liegen aber nur unwesentlich auseinander (Tabelle 1).

TABELLE 1.

Tage über drei Stunden Sonnenscheindauer.	1,002 %	Tagesmittel d. Todesfälle.
Tage unter drei Stunden Sonnenscheindauer.	0,927 —	—

Ein Einfluß auf die Anzahl der Ausfälle, sei es nun durch stärkere Erwärmung des Stockes oder infolge einer Verlockung der Bienen durch den strahlenden Sonnenschein, zur Reinigung auszufliegen, scheint nicht zu bestehen.

Anderseits konnte folgende interessante Tatsache mehrmals festgestellt werden: schon sehr zeitig am Morgen, bei sehr niedriger Temperatur, die nach H. HIMMER und W. R. HESS noch weit unter der Flugtemperatur lag, kamen Bienen aus dem Flugloch gekrochen, die in einer sehr schlechten Verfassung waren. Sie fielen meist beim Flugversuch vom Flugbrettchen herunter oder blieben direkt vor dem Flugloch liegen. Daß für dieses

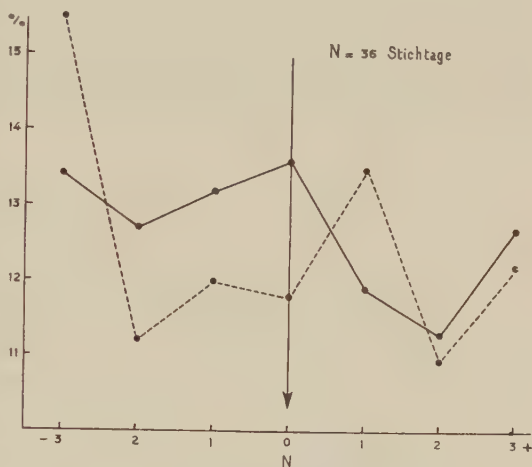


Abb. 10. — Tage mit übernormalen Langwellen im Bereich I (n. R. Reiter). Die gestrichelte Linie in den Abbildungen 8, 9, 10 stellt die Bartelssche Schüttelprobe dar.

Benehmen nicht allein die Kälte verantwortlich war, wie ich zuerst annahm (G. GÖTZE, K. MELLANBY und N. KALABUCHOW), ergab sich daraus, dass auch an warmen Tagen solche Bienen beobachtet wurden. Ich nehme an, daß es sich dabei um Tiere handelte, die kurz vor dem Verenden waren und noch aktiv den Stock verließen. Sie zogen sich zum Sterben von der Gemeinschaft der anderen Bienen zurück. Diese Erscheinung ist auch von anderen Tieren bekannt. So wies z. B. vor kurzem K. HÖLLDOBLER darauf hin, daß er oft beobachten konnte, wie Ameisen bei Versuchsvölkern in künstlichen Nestern das Nest verließen, um abseits vom Volk zu sterben.

Zum Abschluß möchte ich noch etwas zu dem umstrittenen Problem der Ruhrerkrankungen durch Störungen der Völker bemerken. Störungen, sei es nun durch Erschütterung oder sonstige Beunruhigung, bewirken bei den Bienen eine Reaktion in Form von Wärmestößen (A. BÜDEL und W. R. HESS). Dabei lockern sie die Winter — Traube und nehmen Futter

auf. Die Kotmenge im Darmkanal steigt dadurch im Verlauf des Winters an. Bei längerer Dauer dieser Störungen besteht dann die Gefahr, dass die Bienen den Kot, durch schlechtes Wetter am Entleeren verhindert, nicht mehr halten können und ihn im Stock verlieren, wodurch nach O. MORGENTHALER die Ruhr ausgelöst würde.

Um den Einfluß solcher Störungen auf den Totenfall zu prüfen, wurden 5 Völker in einem Wanderstand dauernd beunruhigt; bei der täglichen Entnahme der toten Bienen gingen wir nicht gerade behutsam vor. Es wurde an die Stöcke geschlagen, was die Bienen in bemerkbare Aufregung versetzte. Um die Störungen besonders krass zu gestalten, habe ich mindestens jede Woche einmal, besonders bei kalter Witterung, diese Stöcke geöffnet, um den Temperaturhaushalt der Völker empfindlich zu stören. Trotz allem lagen die Verluste nur um den geringen Prozentsatz von 2,4 % höher als bei den ungestörten Völkern. Die Anzahl täglich ausgefallener Bienen wird somit durch Störungen des Volkes in der Winterruhe nur unwesentlich erhöht. Trotzdem bleibt die Gefahr einer Ruhrerkrankung bestehen.

Zusammenfassung.

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, wie hoch die Ausfälle bei Bienenvölkern im Verlauf des Winters sind und wieviele Bienen davon nachweislich erkrankt waren.

Es konnte festgestellt werden, dass die Verluste im Vergleich zur Gesamtstärke der Völker sehr niedrig liegen und dass von den Toten nur ein verhältnißmäßig geringer Teil eine Erkrankung zeigte.

Die Verteilung der Todesfälle auf die einzelnen Wintermonate zeigt ein starkes Austeigen gegen das Frühjahr zu, was auf ein Nachlassen der Widerstandskraft der Bienen schließen lässt. Die Möglichkeit einer Wirkung von Luftkörpern, vielleicht infolge der Temperaturverhältnisse, auf die Sterblichkeit zeigt sich durch das Ansteigen der Ausfälle bei polarer Kaltluft.

Außerdem tritt eine Häufung von Todesfällen bei Kaltfrontdurchgängen auf, wogegen bei Warmfronten eher das Gegenteil zu finden war. Auch die Anzahl der kranken, toten Bienen scheint in einem Zusammenhang mit Frontdurchgängen zu stehen, doch reicht die Menge des statistischen Materials noch nicht aus, um diesen Zusammenhang zu sichern. Nosema z. B. zeigt einen Gipfel ebenfalls bei Kaltfrontdurchgängen. Tote Bienen, die einen Pilzbefall aufwiesen, fand man vermehrt nach WF und vor KF, also im Warmsektor.

Im Verlauf der Untersuchungen zeigte sich, daß manche Bienen kurz vor ihrem Tode noch den Stock aktiv verlassen, um sich wahrscheinlich von der Gemeinschaft ihres Volkes zum Sterben zurückzuziehen.

An Hand der Untersuchungsergebnisse ist es auch als wahrscheinlich anzunehmen, daß beim Unterschreiten einer bestimmten Größe der

Wintertraube (evtl. durch Ausfälle), ein stärkerer oder je nach Anzahl der Bienen evtl. auch geringerer Kälteeinbruch zu hohen Verlusten und sogar zur Vernichtung des ganzen Volkes führen kann.

Résumé.

Dans le présent travail, l'auteur examine le taux de mortalité dans une colonie d'abeilles au cours de l'hiver. Il s'intéresse, en outre, à déterminer le nombre d'abeilles mortes par suite de maladie.

Comparativement au nombre total de la population d'une ruche, les pertes sont, en moyenne, très petites. Des signes de maladie n'ont pu être constatés que sur une partie insignifiante du total des abeilles mortes. Vers le printemps, la moyenne mensuelle de la mortalité monte d'une façon assez forte, ce qui peut s'expliquer par l'affaiblissement de la force de résistance des abeilles. Cela peut être également dû à l'influence du changement des qualités de l'air par suite de conditions particulières de température.

Au passage de courants d'air froid, la mortalité s'accroît ; au passage de courants d'air chaud, c'est plutôt le contraire qui se produit. De même les cas de nosema atteignent leur maximum au passage des courants froids. Par contre on trouve des abeilles mortes, avec des signes de mycose, surtout après le passage de courants chauds et avant les courants froids.

Juste avant la mort, beaucoup d'abeilles quittent d'elles-mêmes la ruche et se retirent pour mourir en dehors de la communauté de la colonie.

Quand la grappe d'hivernage (par exemple par suite de la mortalité des abeilles) se réduit en dessous d'un certain minimum, une brusque baisse de température peut causer de grandes pertes ou bien même aboutir à la destruction complète de la colonie.

Summary.

In the present paper an attempt has been made to investigate how high a proportion of bees are lost from colonies during the course of the winter, and how many of these bees could be proved to have fallen ill.

In comparison with the total strength of the colonies, the losses are on an average very low, and of these, again, only a small proportion showed illness. Towards spring a sharp increase in the number of deaths per month is noticeable, which may be attributed to the flagging resistance of the bees. There exists the possibility of the action of air masses, perhaps as a result of particular temperature conditions.

During the passing of cold fronts there was an increase in the number of deaths, but with warm fronts rather the reverse. Nosema likewise showed a peak during the passing of cold fronts. Dead bees with fungus disease were more numerous after warm fronts and before cold fronts.

Many bees leave the hive of their own accord, shortly before their death, probably in order to die away from the society of the colony.

If the size of the winter cluster falls below a certain level (due possibly to losses), a cold wave leads to high losses and even to extermination of the entire colony.

LITERATUR :

1927. ANDREWS (E. A.). — Ant mounds as to temperature and sunshine (*Journ. of morphol.*, **44**, 1).
1938. ARMSBRUSTER (L.). — Die unhygienische und künstliche Langlebigkeit bei Honigbienen (*Arch. f. Bienenkd.*, **19**, 137). — Ueber den Wärmehaushalt im Bienen-volk (*Arch. f. Bienenkd.*, **4**, 268).
1948. BEHRENS (R.). — Beziehungen zwischen Lebensäußerungen einiger Mikroorga-nismen und dem Wetterverlauf (*Vortrag auf d. Tagung Met. Amt Hannover*, Apr. 1948).
1941. BERGNER (B.). — Die Grundlagen der erfolgreichen Ueberwinterung (*Bayr. Biene*, **63**, 135).
1951. BETTS (A.). — The Diseases of Bees, their Signs, Causes and Treatment (*Sc. Edition*, 1951, London).
1950. BEUTLER (R.), OFFINGER (E.). — Pollenernährung und Nosemabefall der Honig-bienen (*Ztschr. vergl. Physiol.*, **32**, 383).
1930. BODENHEIMER (F. S.). — Ueber die Temperaturabhängigkeit von Insekten (*Ztschr. vergl. Physiol.*, **11**, 345).
1928. BORCHERT (A.). — Beiträge zur Kenntnis des Bienenparasiten *Nosema apis* (*Arch. f. Bienenkd.*, **9**, 115). — 1950. Krankheiten der Honigbiene (*Verl. Leipz. Bienenzeitung*, Liedloff, Loth-Michaelis, 1950, Leipzig).
1942. BORTELS (H.). — Beziehungen zwischen Lebensäußerungen einiger Mikroorga-nismen und dem Wetterverlauf (*Forschung u. Fortschritt*, **18**, 98).
1936. BÖRTELS (H.), STAPP (C.). — Azotobacterwachstum und Stickstoffbindung in Abhängigkeit vom Wetter (*Ztschr. f. Bakteriol.*, **94**, 497).
1948. BÖTTCHER. — Künstliche Reinigungsflüge (*Imkerfreund*, **3**, 109).
1928. BRUMAU (F.). — Die Luftzirkulation im Bienenstock (*Ztsch. f. vergl. Physiol.*, **8**, 366).
1949. BÜDEL (A.). — Kleinklima und Bienenstand (*Biene und Baum*, **1**, 108). — 1948. Die Temperatur in der Beute (*Imkerfreund*, **3**, 89). — 1949. Wann wird der Winter den Bienen gefährlich? (*Imkerfreund*, **4**, 20).
1950. CHRISTOPHERSEN (J.), PRECHT (H.). — Untersuchungen über die Temperatur-abhängigkeit von Lebensprozessen der Hefen (*Biol. Zentralblatt*, **69**, 300).
1948. CURRY (M.). — Ueber Ursachen und Bedeutung der Wittereinflüsse auf den Organismus (*Aerztl. Forschung*, **1**, 81).
1931. CHAPMANN (R. N.). — Temperature as an ecological factor in animals (*Americ. Naturalist.*, **62**, 248).
1942. DREHER (K.). — Das Lichtbedürfnis der Bienen im Winter (*Bayr. Biene*, **64**, 179).
1937. DULL (B.). — Statistik über die Abhängigkeit der Sterblichkeit von geophysika-lischen und kosmischen Vorgängen (in LINKE F. : *Medizinisch-meteorol. Statistik.*, 1937, Berlin, S. 197).
1942. EICHLER (W.). — Nest, Witterung und Parasitenbefall bei Schwalben u. einigen anderen Wirten (*Anzeiger. f. Schädlingskunde*, **18**, 4).
1942. EIDMANN (H.). — Die Ueberwinterung der Ameisen (*Ztschr. f. Ökol. u. Morphol. d. Tiere*, **39**, 217). — 1931. Zur Kenntnis der Periodizität der Insektenepidemien (*Ztsch. f. angew. Entomol.*, **18**, 3).
1949. EISELT. — Ameisen im warmen Januar 1948 (*Wetter und Leben*, **1**, 109).

1933. EISENTRAUT (M.). — Winterstarre, Winterschlaf und Winterruhe (*Mitt. Zool. Mus. Berlin*, **19**, 48).
1950. GEIGER (R.). — Das Klima der bodennahen Luftschicht (*Verl. Friedr. Vieweg, Braunschweig*).
1950. GONTARSKI (H.). — Ueber den Ernährungshaushalt der Winterbienen (*Imkerfreund*, **5**, 183). — 1951. Der derzeitige Stand der Nosemaforschung (*Südwestdeutscher Imker*, **3**, 254).
1933. GORDON (V. L.). — Ueber Frühjahrsmüdigkeit und Frühjahrsterblichkeit (*Med. Welt.*, 625).
1926. GÖTZE (G.). — Bientemperaturen (*Arch. f. Bienenkunde*, **7**, 175).
1937. GRIMM (H.). — Kleintierwelt, Kleinklima und Mikroklima (*Das Wetter*, **54**, 25).
1937. GRUNOM (J.). — Wetter und Klima. Ihr Wirken und ihre Beziehung zur lebenden Umwelt, Berlin.
1940. HERBOLSHEIMER (A.). — Nosema im Bienenvolk zur Winterzeit (*Bayr. Biene*, **62**, 164).
1926. HESS (W. R.). — Die Temperaturregelung im Bienenvolk (*Ztschr. f. vergl. Physiol.*, **4**, 465).
1938. HESSE (R.). — Das Tier und das Klima (in *Klima, Wetter und Mensch*. Verl. Quelle-Meyer, Leipzig).
1927. HIMMER (H.). — Ein Beitrag zur Kenntniß des Wärmehaushaltes im Nestbau sozialer Hautflügler (*Ztschr. f. vergl. Physiol.*, **5**, 375). — 1941. Der Wärmehaushalt der Biene im Winter (*Bayr. Biene*, **63**, 19). — 1940. So führen die Bienen den Kampf gegen die Winterkälte (*Bayr. Biene*, **2**, 132).
1952. HÖLLDOBLER (K.). — Neue Beobachtungen über Koloniegründung bei Ameisen (*Tag. d. Dtsch. Sekt. d. intern. Union z. Stud. d. soz. Insekten*, Würzburg, 29. Okt. 1952).
1931. HOLMQUIST (A. M.). — Studies in arthropod hibernation (*Ecology*, **12**, 387).
1934. JACOBS (F.), WAGEMANN (H.). — Untersuchungen über die Zusammenhänge zwischen Wetter, Geburt und Tod (*Ztschr. f. angew. Meteorol.*, **1**).
1924. JAMAGUCHI (S.). — Der Einfluß der Kälte auf den Tierkörper (*Journ. of orient. med.*, **6**, 29) *jap.*
1934. KALABUCHOW (N.). — Beiträge zur Kenntnis der Kältestarre, Winterschlaf und Anabiose, bei der Biene *apis*. mel. (*Zool. Jahrb. Physiol.*, **53**, 567).
1952. KANZ (E.), NETZLE (P.), DIRNAGL (K.). — Experimenteller Beitrag zur kapillarmikroskopischen Untersuchung der Wetterbeeinflussbarkeit des Organismus (*Mün. med. Wschr.*, **94**, 126).
1920. KELLER (G.). — Wie alt werden Bienen? (*Arch. f. Bienenkunde*, **2**, 180).
1932. KOSMIN (A.), RESNITSCHENKO. — Zur Kenntnis des Gaswechsels und des Energieverbrauches der Bienen in Beziehung zu deren Aktivität (*Ztschr. vergl. Physiol.*, **17**, 408).
1951. LAMMERT (W. A.). — Wetter und Bienenzucht (*Imkerfreund*, **6**, 259).
1951. LAVIE (P.). — Nouvelles recherches sur le traitement de l'acariose (*Revue franç. d'apicult.*, Avril 1950 ; *Ref. Ztschr. f. Bienenforsch.*, **1**, 45).
1948. LEITNER. — Erfahrungen bei der Ueberwinterung mit geschlossenem Flugloch (*Imkerfreund*, **3**, 82).
1936. LINKE, DE RUDDER. — Medizinisch meteorologische Statistik (*Gesammelte Vorträge*, Berlin).
1943. LOTMAR (R.). — Bestehen Beziehungen zwischen der Witterung und dem seuchenhaften Auftreten der Frühjahrsschwindsucht, Nosema-Amöben-Seuche? (*Schweiz. Bienenztg.*, **68**, 1943). — 1943. Ueber den Einfluß der Temp. auf den Parasiten *Nosema apis* Z. (*Beiheft zur Schweiz. Bienenztg.*, **1**, 261).
1941. LUDWIG (A.). — Der Wintersitz der Bienen (*Bayr. Biene*, **63**, 184).
1930. MAIL (G. A.). — Winter soil temperatures and their relation to subterranean insects survival (*Journ. Agric. Res.*, **41**, 571).
1950. MAUERMAYER (G.). — Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Arbeitsleistung und Lebensdauer bei Arbeiterinnen der Honigbiene *Ap. mel.* (*Dissert. Zool. Inst. Univ. München*).

1926. MAY (E.). — Die Tiere und der Winter (*Natur und Museum*, **56**, 1).
1939. MELLANBY (K.). — Low temperature and insects activity (*Proc. roy. soc. Lond. B.*, **127**, 478).
1929. MOESLOV (A. W.). — Das kritische Temperaturminimum der überwinternden Mücken (*Arch. f. Schiffs- u. Tropenhyg.*, **31**, 173).
1944. MORGENTHAUER (O.). — Das jahreszeitliche Auftreten der Bienenseuchen (*Beiheft zur Schweiz. Bienenztg.*, **1**, 285).
1933. ORTMANN (G.). — Hat das Wetter einen Einfluß auf den Eintritt des Todes? (*Virchows Arch.*, **291**, 234).
1926. PAYNE (N.). — Das Erfrieren und das Ueberleben der Insekten bei niederen Temperaturen (*Quart. rev. of biol.*, **1**, 270).
1953. REITER (R.). — Neuere Untersuchungen zum Problem der Wetterabhängigkeit des Menschen (*Arch. f. Meteorol. Geoph. Bioklim.*, **4**, 327).
1934. RIPPEL (A.). — Mikroorganismen-tätigkeit als bioklimatischer Faktor (*Bioklim. Beibl.*, **1**, 156).
1939. SAUER (F.). — Durch den Winter kein Leistungsausfall (*Bayr. Biene*, **61**, 236).
1951. SCHENK (P.). — Erkrankungen unter dem Einfluß der Jahreszeiten (*Therap. Berichte, Bayer Werke*, **23**, 61).
1940. SCHIEDER (A.). — Was kann ich im Frühjahr von der Bodeneinlage ablesen? (*Bayr. Biene*, **62**, 22).
1942. SCHILLER (D.). — Das Ueberwintern der Bienen im Lichte neuer Forschungen (*Bayr. Biene*, **64**, 136).
1923. SCHMIDT (H.). — Ueber den Alterstod der Bienen (*Jenaische Ztschr. f. Naturw.*, **59**, 343).
1952. SCHUA (L.). — Untersuchungen über den Einfluß der Witterung auf das Verhalten der Bienen (*Ztschr. f. vergl. Physiol.*, **34**, 285).
1939. SCHWEIER (J.). — Bessere Ueberwinterung und Frühjahrsentwicklung (*Bayr. Biene*, **61**, 52).
1940. STELLWAAG (F.). — Der Einfluß schwankender Freilandtemperaturen auf Insekten (*Anz. Schädlingsskde*, **16**, 109).
1931. STRELNİKOV (J. D.). — Influence des radiations solaires sur la température du corps des insectes (*C. R. Acad. Sc. Paris*, **192**, 1317).
1949. TRIMMEL (H.). — Temperaturbedingtes Massensterben von Fledermäusen in Höhlen (*Wetter u. Leben*, **2**, 13).
1931. UVAROV (B. P.). — Wetter und Klima in ihrer Beziehung zu den Insekten (*Ztschr. angew. Entomol.*, **17**, 156).
1935. WOODROW (W. A.). — Some effects of relative humidity on the length of live and food consumption of honeybees (*Journ. Econ. Entomol.*, **28**, 3).
-

LES RÉACTIONS DES ABEILLES A L'HUMIDITÉ (1)

Par Henri VERRON

(Station de Recherches Apicoles, Bures-sur-Yvette, Seine-et-Oise.)

J'ai recherché si les abeilles présentaient un hygropreferendum comparable au thermopreferendum qu'elles manifestent dans certaines conditions (LAVIE et ROTH, 1953). L'influence du groupe sur l'individu m'a retenu tout spécialement. On sait, en effet (CHAUVIN, 1954), qu'il existe deux chapitres fort distincts dans la physiologie de l'abeille, celui de l'ouvrière isolée et celui du groupe des abeilles. Il est donc très difficile d'interpréter les expériences de certains auteurs (comme URBAN) qui ne se sont intéressés qu'aux réactions de l'abeille isolée.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Toutes les expériences ont eu lieu pendant le mois d'août. Les sujets étaient prélevés au trou de vol des ruches. C'étaient exclusivement des butineuses, donc de vieilles ouvrières, appartenant à la race noire commune. Elles étaient régulièrement endormies au gaz carbonique avant d'être introduites dans les appareils.

Pour l'étude de l'hygropreferendum, j'ai utilisé deux techniques. J'ai constitué tout d'abord un gradient hygrométrique à l'aide d'une lame de plâtre de $1 \times 100 \times 5$ centimètres, reposant dans un long tunnel en bois ciré à moitié rempli d'un absorbant (gel de silice). La planche de plâtre était un peu plus courte que le tunnel de bois, si bien que le plâtre du côté sec et l'air attenant restaient à une hygrométrie très basse. A l'autre extrémité, on plaçait une éponge humide de petites dimensions. Le gradient hygrométrique (mesuré à l'aide de plusieurs hygromètres sondes de GOILLOT installés à demeure) s'établissait en deux heures : on obtenait alors 20° hygrométriques du côté sec et 80° du côté humide. Les abeilles étaient introduites, le plus rapidement possible, par une petite ouverture latérale, et la vitre qui couvrait l'appareil, soigneusement lutée, n'était enlevée que pour le nettoyage. Elle se trouvait normalement recouverte d'un écran rouge, longueur d'onde que les abeilles confondent avec l'obscurité.

Par la suite, j'utilisai aussi deux variantes de « l'alternative chamber » de GUNN. La première consistait en une caissette de contreplaqué épais

(1) Manuscrit remis en 1954.

divisée en deux parties égales (de $8 \times 6 \times 6$ cm.) par deux cloisons percées d'un trou de 5 millimètres de diamètre. Au dessous d'un faux plancher de toile métallique, je plaçais deux coupelles dans les compartiments extrêmes, l'une pleine d'anhydride phosphorique et l'autre d'eau. La seconde variante ne différait de la première que par l'interposition d'un compartiment médian entre le sec et l'humide ; il communiquait avec l'un et l'autre par un orifice du même diamètre que précédemment. Les appareils étaient toujours recouverts d'un écran rouge.

Toutes les expériences ont eu lieu dans un cabinet noir à 30°. On commençait à noter les résultats (pourcentage d'abeilles dans le compartiment sec) après une demi-heure de stabilisation ; puis les mesures étaient continuées tous les quarts d'heure pendant une ou deux heures.

Nous n'ignorons pas que le bois ou le contreplaqué sont des matériaux très mal choisis pour des mesures hygrométriques parce qu'ils peuvent absorber ou restituer de l'humidité suivant les conditions atmosphériques. Nous nous en sommes néanmoins servis, car les hygromètres de Goillot, pendant toute la durée de l'expérience, manifestaient toujours de grandes différences d'hygrométries dans les deux chambres (25°-30° du côté sec contre 75°-90° du côté humide) et elles restaient très constantes pendant la durée, assez brève, de l'expérience.

RÉSULTATS

a. Le gradient. — Il est, tout d'abord, à peu près impossible de tester l'hygropreferendum de l'abeille isolée, à cause de l'agitation qui s'empare d'elle : elle marche sans arrêt d'une extrémité à l'autre du gradient, et toute mesure paraît dépourvue de signification. Mais lorsqu'on introduit une trentaine d'abeilles, on observe par contre une régularisation du comportement. Comme toujours chez les insectes sociaux, les sujets se groupent d'abord, puis se maintiennent aux environs de 40-45° hygrométriques. Avec 20 abeilles, le phénomène est beaucoup moins net, de même qu'avec 100 (voir tableau). Somme toute, il semble exister un *optimum de groupement* pour la réaction et, de part et d'autre, elle tend à s'annuler.

b. La boîte à deux hygrométries. — Ici, tout comme pour le gradient, il est impossible d'expérimenter avec l'abeille isolée, à cause de son agitation. Avec 10 abeilles de 43 à 50 p. 100 se dirigent vers le compartiment le plus sec (les pourcentages indiqués sont relatifs au nombre d'abeilles dans le compartiment sec, au bout d'une heure d'expérience). Avec 20 et 50, plus de 65 p. 100 se dirigent vers le sec. Mais, avec 100, la moyenne retombe à des chiffres peu différents de 50 p. 100. Dans le cas des boîtes à trois cases, il faut noter que les sujets qui n'allaient pas vers le sec restaient dans la case médiane, mais sans aller vers l'humide. Dans la boîte à deux compartiments, on les introduisait alternativement dans le compartiment sec

NOMBRE D'ABEILLES.	10	20	30	50	100
CONDITIONS.					
Gradient		55-62°	40-45°	60°	55-80°
Boîtes à trois cases	50 p. 100 10 — 70 —	80 p. 100 70 — 55 — 80 — 65 — 50 — 70 — 75 — 75 — 35 —		60 p. 100 34 — 40 —	
Boîtes à deux cases.....	80 p. 100 40 — 70 — 40 — 30 — 40 — 60 — 60 — 50 — 30 —			50 p. 100 60 — 50 — 90 — 60 — 88 — 60 —	60 p. 100 60 — 83 — 25 — 50 — 65 — 75 — 50 — 30 — 60 — 20 —

pour une série, dans le compartiment humide pour l'autre. Si bien que les pourcentages ont trait aux seules ouvrières mobiles, un assez fort pourcentage restant passivement dans le compartiment d'introduction.

Il semble à nouveau que le groupement, lorsqu'il atteint une certaine densité, annule l'hygropreferendum. J'ai voulu m'en assurer en me plaçant dans des conditions plus naturelles, sur un nucléus muni de sa reine.

c. Expériences avec un nucléus. — Il s'agit de nucléi uniface, contenant 1 000 à 1500 abeilles et une reine féconde. Le rayon est collé à une plaque de verre, suivant la technique de CHAUVIN (1950). L'observation est par conséquent très facile. Nous remplaçons alors la planchette couvre-cadre par une toile métallique séparée en deux portions par un tasseau transversal. Sur l'une des moitiés, je disposai une couche épaisse de chaux vive, et sur l'autre plusieurs épaisseurs de papier filtre mouillé. Les hygromètres de GOILLOT donnaient alors à 2 centimètres au-dessous de la zone sèche 55-65° et, au-dessous de l'humide, 85°. Les abeilles sont restées exposées plus d'une demi-heure dans ces conditions, sans manifester aucune tendance à se masser d'un côté plutôt que de l'autre. L'expérience, recommencée sur un nucléus à trois cadres avec une population beaucoup plus forte, a donné le même résultat négatif.

Il semble donc que l'on puisse mettre en évidence dans certaines conditions expérimentales (assez artificielles, je dois en convenir) une certaine préférence pour le côté le plus sec du gradient, comme chez les ténébrions (GUNN et PIELOU, 1940) ; mais le groupe des abeilles paraît incapable de réagir, *tout au moins par un déplacement*, à des variations de l'hygrométrie.

DISCUSSION

Nous voici donc devant un exemple exactement comparable à celui qu'ont signalé LAVIE et ROTH (1953) dans leur étude sur le thermopréfendum des abeilles : un phénomène directionnel apparenté aux tropismes est présent chez l'individu et se trouve annulé dans le groupe.

Mais de ce que les abeilles ne peuvent réagir à l'hygrométrie par un déplacement, il ne s'ensuit pas qu'elles ne présentent alors aucune autre modification du comportement. L'introduction d'eau par pulvérisation dans les ruchettes donne lieu au phénomène de *ventilation*, avec émission du bruit grave caractéristique. On peut amener de cette façon l'hygrométrie interne aux environs de 85° degrés hygrométriques. Mais, dès que le phénomène de ventilation apparaît, elle baisse assez rapidement jusque vers 65°, qui correspondaient à ce moment à ce que nous observions dans des nucléi analogues, dans les conditions normales. La baisse est régulière ou irrégulière suivant les cas, avec des remontées brusques qui correspondent sans doute à la venue d'abeilles mouillées au contact de l'hygromètre sonde. La fin du processus doit être attribuée à l'évaporation ; la ventilation proprement dite ne dure d'ailleurs que peu de temps. La réaction propre de l'abeille à l'augmentation brutale de l'hygrométrie consiste donc dans la ventilation. Mais cette réaction ne peut être dite spécifique, car la ventilation peut être déclenchée par d'autres facteurs : introduction de fumée, de vapeurs irritantes, de gaz carbonique, etc...

Existe-t-il une régulation de l'hygrométrie indépendante de la température ? J'ai été frappé, comme BÜDEL et d'autres auteurs, par la constance de l'hygrométrie dans la ruche (tout au moins au contact du nid à couvain). L'hygrométrie de la ruche a déjà été étudiée par BÜDEL (1948) et SIMPSON (1950), le premier en été avec un micropsychromètre à aspiration d'Asmann, et le second en hiver, avec un hygromètre à point de rosée très ingénieux, qui pouvait fonctionner comme hygromètre sonde. Budel estime que la régulation hygrométrique dépend pratiquement de la régulation thermique ; il semble exclure l'hypothèse d'un mécanisme physiologique propre qui réglerait l'hygrométrie, indépendamment de la température. Toutefois, l'apport d'eau (étalée ensuite sur les rayons) signalé par quelques auteurs pendant les journées très chaudes ne peut être considéré uniquement comme un moyen d'abaisser la température par l'évaporation de l'eau ; il s'agit certainement aussi d'une régulation hygrométrique.

SIMPSON trouve que le point de rosée au centre de la grappe d'hiver est situé notablement au-dessus de l'extérieur. Il devrait donc se produire

une condensation d'humidité à l'extérieur de la grappe ; pourtant, on ne l'observe pas, sauf cas exceptionnels. SIMPSON suggère alors l'existence de courants de convection qui mêleraient suffisamment l'air saturé et non saturé pour empêcher la condensation ; ou encore une diffusion de la vapeur d'eau à l'extérieur de la grappe.

Ces observations ne peuvent, à mon avis, résoudre entièrement le problème de la régulation de l'hygrométrie ; il faudrait des expériences. C'est pourquoi j'ai groupé 50 abeilles dans une boîte bien close de $8 \times 8 \times 6$ centimètres en y mesurant à la fois la température et l'hygrométrie. Le nombre critique (voir CHAUVIN, 1954) étant dépassé, la température se stabilise très vite à 30°. L'hygrométrie, originellement à 76°, baisse assez vite à 69° ; dans une autre expérience, elle est passée de 68° à 60°. J'ai recommencé l'expérience avec la même boîte, en perçant sa paroi d'une tige métallique que je pouvais chauffer de l'extérieur ; dans ces conditions, il est possible d'amener la température très progressivement à 30°, et l'on constate que l'abaissement hygrométrique suit la même courbe que lorsque les abeilles étaient présentes, mais qu'il est toujours un peu moins marqué.

Dans l'autre sens (élévation d'un taux hygrométrique anormalement bas), il est bien certain que la transpiration des abeilles peut rétablir dans une certaine mesure l'équilibre hygrométrique compromis.

Résumé.

1° Les abeilles isolées ne présentent aucun hygropreferendum, à moins qu'il ne soit masqué par leur agitation continue ; il ne se manifeste que dans les groupes d'au moins 10 abeilles et disparaît dans les groupes de 100.

2° Les ouvrières de la ruche ne se déplacent activement ni vers la sécheresse, ni vers l'humidité.

3° Les seules réactions à l'humidité sont l'apport d'eau quand la température extérieure devient trop forte et l'hygrométrie trop basse, et la ventilation quand on pulvérise de l'eau dans la ruche.

4° La régulation hygrométrique ne paraît qu'une conséquence de la régulation thermique.

Summary.

1) Isolated bees do not show any hygropreferendum ; However this hygropreferendum becomes evident by testing at least 10 bees together, it disappears in big groups (at least 100 workers).

2) In normal colonies, bees seek neither dryness nor humidity by active displacement.

3) The only typical reactions to hygrometry are perhaps water supply

(and extending the water drops on the combs) and certainly ventilation (after a sudden introduction of a big quantity of water into the Hive).

4) Hygrometric regulation seems to be a direct consequence of the thermic regulation.

BIBLIOGRAPHIE

1950. CHAUVIN (R.). — Méthode d'observation continue de la ponte de la reine chez les abeilles [*L'Apiculteur* (sect. scient.)]. — 1954. Aspects sociaux des grandes fonctions chez l'abeille. La théorie du superorganisme (*Insectes Sociaux*, **1**, 2).
1948. BUDEL (A.). — Der Wasserdamphaushalt im Bienenstock (*Z. Vergl. Physiol.*, **31**, 249-73).
1953. LAVIE (P.), ROTH (M.). — Sur le thermopreferendum et la production de chaleur chez les abeilles (*Phys. Comp. Oecol.*, **3**, 57-62).
1952. GOILLOT (C.). — Un nouvel hygromètre récemment conçu pour l'étude des microclimats au laboratoire ou à l'extérieur sous abri (*Arch. Met. Geoph. Bioklim.*, **4**, 207-12).
1940. GUNN (D. L.), PIELOU (D. P.). — The humidity behaviour of the mealworm *Tenebrio molitor*. III. The mechanism of the reaction (*J. Exp. Biol.*, **17**, 307-16).
1950. SIMPSON (J.). — Humidity in the winter cluster of a colony of honeybees (*Bee World*, **31**, 41-4).
1932. URBAN (F.). — Der Lauf der entflügelten Honigbienen (*Apis mellifica*) zum Licht und der Einfluß des Eingriffs an Rezeptoren, Zentral nervensystem und Effektoren (*Z. wiss. Zool.*, **140**, 219-355).
-

EINE NEUE TERMITENART AUS VORDERASIEN

von Herbert WEIDNER

Zool. Staatsinstitut und Zool. Museum Hamburg.

Ueber das Vorkommen der Termiten im westlichen paläarktischen Asien sind wir noch verhältnismäßig wenig informiert. Es kommen hier, wie überall an der nördlichen und südlichen Verbreitungsgrenze der Termiten in erster Linie Vertreter der niederen Termiten vor. So sind die Hodotermitidae durch die Gattung *Anacanthotermes* Jacobson mit 7 Arten vertreten : *A. ahngerianus* Jacobson (Turkestan : Jagly-olum, in der Steppe am Fluß Atrek), *A. baeckmannianus* Vasiljev (Turkestan : Syr-darja-Gebiet am Tschili bei Dzhulek), *A. murgabicus* Vasiljev (Transkaspien : bei Karzyhly-Beut am Murgab), *A. ochraceus* Burmeister (Sinaigebirge, sonst in Nordafrika weit verbreitet), *A. turcestanicus* Jacobson (Turkestan : Hungersteppe bei der Station Golodnaja Stepj), *A. ubachi* Navas (Palästina : am Toten Meer) und *A. vagans* Hagen (Südpersien : Schiras, Insel Karak im Persischen Golf ; Nordpersien : bei Ruz nordöstlich von Bagdad, bei Karsi Shirin) mit der subsp. *septentrionalis* Jacobson (Nordpersien : Chorassan zwischen Kerat und Sengun, sowie zwischen Gaudan und Kutshan ; Transkaspien : Bochariden, Geok-Tepe, Serachs, am Tedschen bei Akar-Tscheschme, Kepetdagh, Mulla-Kara, Perewal). Von den Kalotermitidae kommt neben dem den ganzen Raum um das Mittelmeer besiedelnden *Kalotermes flavicollis* Fabricius, der bis Syrien und zum nordwestlichen Kaukasus nach Osten vordringt, im Sinaigebirge noch *K. sinaicus* Kemner vor. Von den Rhinotermitidae wird *Reticulitermes lucifugus* Rossi genannt, der ebenfalls das ganze Mittelmeergebiet bewohnt. Nachdem aber in neuerer Zeit festgestellt wurde, daß sowohl die westlichen als auch die östlichen Vertreter dieser Art Abweichungen von den vom typischen Standort in Italien stammenden Exemplaren zeigen, sodaß eine französische Lokalrasse (var. *santonensis* Feytaud) unterschieden werden muß und Lash 1952 eine neue Art *R. clypeatus* von Palästina (Jerusalem) beschrieben hat, ist eine Nachprüfung aller bisherigen Fundortangaben notwendig. Von der am höchsten entwickelten Termitenfamilie, den Termitidae, wurden bisher nur zwei Arten bekannt, *Amitermes vilis* Hagen (Persien : Schiras, Jebel Haurin nördlich von Bagdad ; Transkaspien : Station Repetek, Mallakara) und *Microcerotermes diversus* Silvestri (Irak : Amara am Tigris). Beiden Gattungen ist gemeinsam, daß sie mit vielen Arten fast das ganze Verbreitungsgebiet der Termiten erfüllen. Es muß sich bei ihnen um sehr alte Gattungen handeln, die sich schon heraus-

gebildet hatten, als alle Kontinente noch durch Landbrücken miteinander in Verbindung standen. Von der zweiten Gattung konnte jetzt noch eine zweite Art in Irak und Persien nachgewiesen werden. Es handelt sich dabei um eine noch nicht beschriebene, dem *M. eugnathus* Silvestri von Tunesien sehr nahestehende Art, die zu Ehren ihres Sammlers *M. gabrielis* genannt werden soll. Die eine Probe, die vier Soldaten, eine Anzahl Arbeiter und geflügelte Imagines enthält, wurde von Dr. E. GABRIEL, dem Begleiter des Hamburger Geographen Professor Dr. C. RATHJENS auf seiner Orientreise 1952/53, bei Tauq am Tschai, einem linken Nebenfluß des Tigris Anfang Februar 1953 gesammelt; die zweite Probe, die nur geflügelte

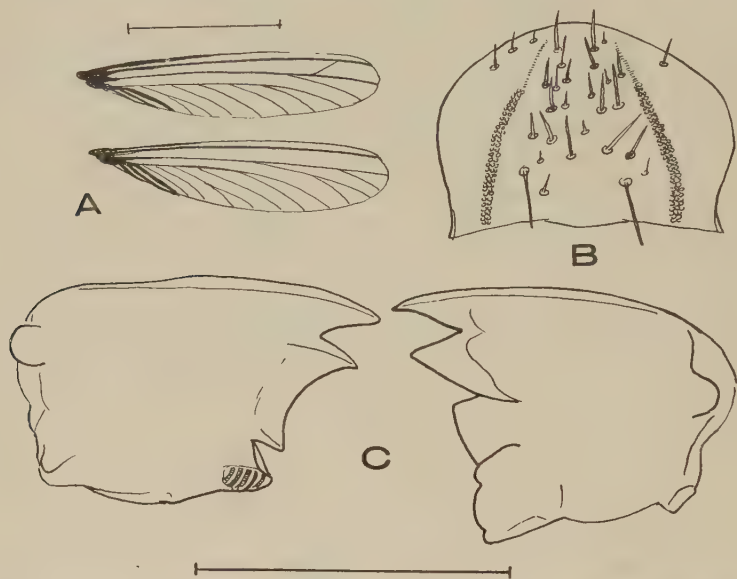


Abb. 1. *Microcerotermes gabrielis* n. sp. Imago. A, Vorder- und Hinterflügel (Maßstab 5 mm); B, Oberlippe; C, Oberkiefer (Maßstab 0,5 mm).

Imagines enthält, stammt aus der Umgebung von Teheran und wurde im April oder Mai 1909 von Lehrer F. BRUNS eingetragen. Beide Proben befinden sich im Zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum Hamburg.

Die Imagines von den beiden Fundorten gleichen sich in Größe und Form weitgehend, nur die Farbe der Tiere von Teheran ist etwas heller als die der Exemplare aus Irak. Dies mag aber darin seinen Grund haben, daß erstere schon jahrzehntelang in Alkohol liegen, wodurch das braune Chitin immer etwas aufgehellt wird, während die Iraktiere trocken gesammelt, erst später wieder aufgeweicht und in Alkohol überführt wurden. Leider sind letztere zum Teil recht stark beschädigt. Viele Exemplare haben Beine und Fühler verloren.

Geflügelte Imago. — Kastanienbraun mit hellen, gelblichweißen Intersegmentalhäuten. Die Bauchplatten der Abdominalsegmente gegen

die Mitte zu stark aufgehell. Durch die Einsatzstellen der vielen feinen, gelblichweißen Haare erscheint der ganze Hautpanzer wie hell punktiert. Die Kopfkapsel ist glänzend, oben ziemlich dunkel kastanienbraun. Die Fasettenaugen sind fast kreisrund. Bei den Tieren in Alkohol erscheinen sie schwarz und werden von einem Ring umgeben, der heller als die Kopfkapsel

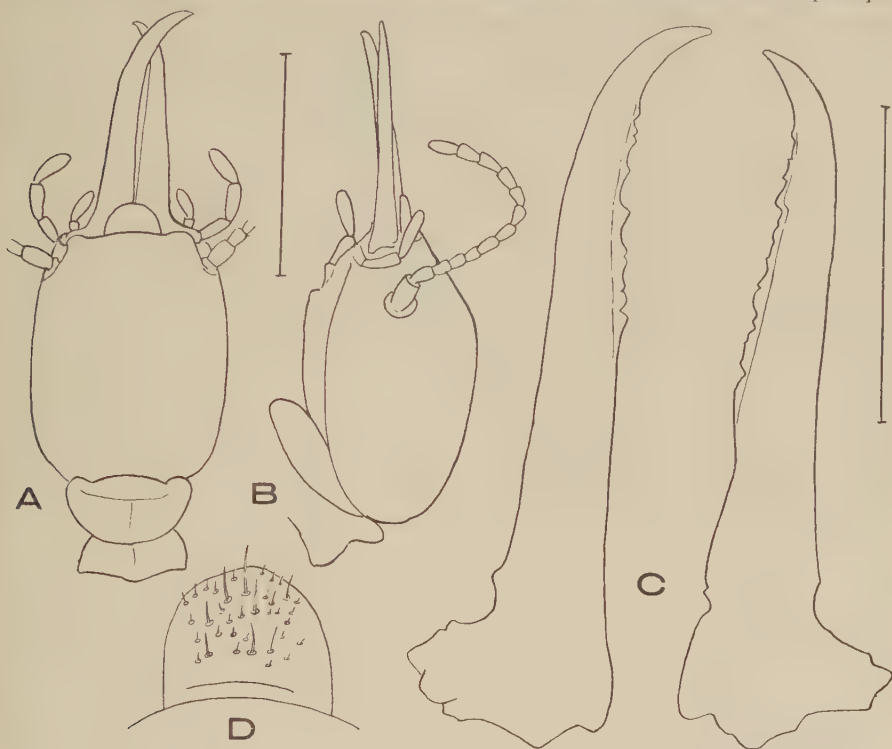


Abb. 2. *Microcerotermes gabrielis* n. sp. Soldat. A, Kopf von oben; B, von der Seite (Maßstab 1 mm); C, Oberkiefer; D, Oberlippe (Maßstab 0,5 mm).

ist. Die Punktaugen sind oval und von den Augen soweit entfernt wie ihr größerer Durchmesser, der etwa gleich dem halben Augendurchmesser ist. Die Fühler sind — wenigstens bei den Tieren von Teheran — 14-gliedrig: das 1. Glied ist das dickste und längste von allen Gliedern, etwa doppelt so lang wie breit; das 2. Glied ist etwas länger als breit; 3. und 4. Glied viel breiter als lang, das 3. aber nur halb so lang wie das 4. Es ist dadurch bei weitem das kürzeste Glied des Fühlers. Vom 4. Glied an ist jeweils das folgende Glied etwas länger als das vorausgehende. Glied 5, 6 und 7 sind etwa so lang wie breit, die folgenden immer deutlich länger als breit. Das 14. Glied ist distal zugespitzt. Alle Glieder sind braun, distal gelblich weiß. Soweit bei den Exemplaren aus Irak Fühlerreste vorhanden, stimmt das Verhältnis der Glieder zu einander mit dem hier geschilderten überein. Der Clypeus ist aufgetrieben, stark glänzend und heller rotbraun als die Kopfkapsel. In der Mitte hat er eine dunkle Längslinie. Die Ober-

lippe ist ebenfalls heller braun und wird allmählich nach der Spitze zu immer heller, fast hyalin. Sie ist in der Mitte am breitesten (Abb. 1, B). Die Oberkiefer, die die für *Microcerotermes* charakteristische Form zeigen (Abb. 1, C) sind gelblichbraun und werden nach dem Innenrand zu dunkler. Das Pronotum hat abgerundete Ecken und verjüngt sich nach hinten, sodaß es die Gestalt eines gerundeten Trapezes aufweist. Der Hinterrand ist in der Mitte etwas eingebogen. Meso- und Metathorax verjüngen sich ebenfalls nach hinten etwas, haben aber einen stark ausgeschnittenen Hinterrand. Die Flügel erscheinen infolge der zahlreichen ihnen aufsitzenden Rauhhigkeiten milchig getrübt. Die ersten beiden Längsadern sind gelbbraun und breit, die übrigen Aeste aber mit Ausnahme der Analader und der basalen Aeste des Cubitus schwach sichtbar. Ihren Verlauf zeigt Abbildung 1, A. In ihm zeigen sich aber auch gelegentlich Variationen. Die Beine sind braun und haben weiße Fußglieder, von denen das vierte etwa doppelt so lang ist wie die drei ersten zusammen. Das dritte Glied ist besonders weit nach unten ausgezogen. Die Männchen sind etwas kleiner als die Weibchen.

Durch die gleichmäßige dunkle Körperfarbe unterscheidet sich diese Art von *M. diversus*, die blaß ockerweiß ist und nur einen braungelben Kopf und ein ebensolches Pronotum besitzt. Von *M. eugnathus* unterscheidet sie sich durch ihren etwas schmäleren Kopf und länger gestreckte Brustsegmente, wie aus der nachfolgenden Tabelle hervorgeht.

MAßE IN MM VON	<i>M. diversus</i>	<i>M. eugnathus</i>	<i>M. gabrielis</i>	
			Irak	Teheran
Länge (+ Flügel)	8,5-10	10	10,7	10,6
Körperlänge ohne Flügel	4,5- 5,2	6	5-5,6	4,8-5,5
Vorderflügelänge	6,6	8,5	8,3	8,5
Vorderflügelbreite	1,6	2,0	1,9	2,0
Kopflänge (bis zur Wurzel der Oberlippe)	0,91	0,97	1,0	1,05
Kopfbreite (zwischen den Augen)	0,78	0,78	0,75	0,8
Kopflänge : Breite	1,166	1,23	1,33	1,31

Soldat. Körper gelblichweiß, Kopf hellgelb mit dunkel kastanienbraunen Mandibeln, die an ihrer Basis heller sind. Die rechte Mandibel ist etwas kürzer als das linke. Der Innenrand der Mandibeln ist unregelmäßig gezähnt (Abb. 2, C). Kopf rechteckig, mit gerundeten Ecken und etwas gerundeten Seiten (Abb. 2, A und B). Länge zu Breite wie 23 zu 18. Kopfkapsel nach vorn sanft abfallend. Oberlippe mit fast parallelen Seiten, vorn gerundet (Abb. 2, D). Fühler 13-gliedrig. Das 1. Glied ist länger als die folgenden, das 2. und 3. Glied sind fast gleichlang, das 4. ist das kürzeste, von 5 an werden die Glieder immer länger. Vorderrand des Prono-

tums gerundet, nicht eingeschnitten. Kopfkapsel mit wenigen kräftigen Borsten besetzt, Körper dichter behaart.

Durch die gezähnten Innenkanten der Oberkiefer unterscheidet sich unsere Art von dem in Nordafrika vorkommenden *M. palaearcticus* Silvestri, bei dem diese Innenkanten glatt sind. Von *M. eugnathus* und *M. diversus* unterscheidet sie sich durch ihre Mandibeln, die etwas länger als die Kopfkapsel sind, während sie bei den anderen beiden Arten kürzer sind. Auch der Kopflängen-Breitenindex ist verschieden.

MAßE IN MM VON	<i>M. diversus</i>	<i>M. eugnathus</i>	<i>M. gabrielis</i>
Kopf mit Mandibeln	2,3	2,47	2,05-2,14
Kopf ohne Mandibeln	1,4	1,43	0,93
Kopfbreite	0,9	0,97	0,84
Kopflänge : Breite	1,33	1,48	1,11
Linke Mandibel	1,0	1,2	1,18
Kopflänge : Mandibel	1,4	1,19	0,8

Arbeiter. — Körper mit Kopfgelblichweiß, nur die Mandibeln sind braun. Kopf mit verhältnismäßig wenigen kräftigen Borsten besetzt, Körper dichter behaart. Kopflänge 1 mm.

Zusammenfassung.

Wie Vorderasien seine eigenen Hodotermiten-Arten hat, so verfügt es auch über zwei eigne *Microcerotermes* Arten, die von einander gut zu unterscheiden sind. Die neue, hier beschriebene Art, *M. gabrielis* n. sp., steht dem in Nordafrika vorkommenden *M. eugnathus* sehr nahe. Die Termitenfauna des inneren Vorderasiens hat also anscheinend keine gemeinsamen Formen mit den Mittelmeerländern.

Summary.

Just as Asia anterior has its own species of Hodotermites, there are also two own species of *Microcerotermes*, well distinguishable from each other. The new species described in this paper, *M. gabrielis* n. sp., is near to *M. eugnathus* of North-Africa. The fauna of the termites of the interior of Asia anterior has probably no common species with the mediterranean countries consequently.

Résumé.

De même que certaines espèces d'Hodotermes sont propres à l'Asie Antérieure, on trouve aussi dans cette région deux espèces de *Microcerotermes*, faciles à distinguer l'une de l'autre. La nouvelle espèce, décrite ici, *M. gabrielis* n. sp., est très proche du *M. eugnathus* que l'on trouve en Afrique du Nord. Les Termites de l'intérieur de l'Asie antérieure ne semblent donc pas avoir d'espèces communes avec les pays méditerranéens.

LITERATUR.

1904. JACOBSON (G.). — Zur Kenntnis der Termiten Rußlands (*Ann. Mus. Zool. Akad. Imp. Scien. St. Petersbourg*, **9**, 57-107).
1952. LASH (J. W.). — A new species of *Reticulitermes* (Isoptera) from Jerusalem. Palestina (*Amer. Mus. Nov.*, **1575**).
1911. SILVESTRI (F.). — Nuove Termiti della Tunisia (*Boll. Lab. Zool. Portici*, **6**, 105-109). — 1920. A new termite from Mesopotamia (*Ann. Mag. Nat. Hist.* (Ser. 9), **6**, 477-479). — 1923. Thysanura, Termitidae and Embiidae collected in Mesopotamia and N. W. Persia by W. Edgar Evans, B. Sc., late Capt. R. A. M. C., and Dr. P. A. Buxton (*Trans. Ent. Soc. London*, 258-262).
1925. SJÖSTEDT (Y.). — Revision der Termiten Afrikas. 3. Monographie (*K. Sv. Vet. Akad. Handl.* (3), **3**, **1**, 1-419).
1949. SNYDER (T. E.). — Catalog of the termites (Isoptera) of the world (*Smithson. misc. Coll.*, **112**, 1-490).
-

II

NOUVELLES DE L'UNION

LISTE ALPHABÉTIQUE DES MEMBRES DE L'UNION INTERNATIONALE POUR L'ÉTUDE DES INSECTES SOCIAUX

A

- ABBOTT (C.-E.), P. O. Box 398, *Henniker, N. H.*, U. S. A.
ALLEE (W. C.), Prof., Depart. of Biology, University of Florida. *Gainesville*, U. S. A.
P. S.
ALTMANN (G.), Dr., Oberass. Zoologisches Institut, Universität Saarbrücken. *Saarbrücken 3*, SR. *Ap.*
AMARAL (E.), Esc. sup. Agric. Luis de Queiroz, *Piracicaba* (Est. São Paulo), BR.
ANDRÉ (S.), 64, rue Madame, *Paris-VI^e*, FR. *Ac.*
ARAÚJO (R. L.),¹ Prof., Instituto Biologico. Caixa Postal 7119, *São Paulo*, BR. *I* et *V.*
AUTRUM (H.), Prof., Dir. Zoologisches Institut der Universität. Bahnhofstr. 28, *Göttingen*, DE. *Ap.* et *Ph. I. S.*
AUTUORI (M.), Prof., Instituto Biologico. Caixa Postal 7119, *São Paulo*, BR. *F.*

B

- BADONNEL (A.), Prof., 4, rue Ernest-Lavis, *Paris-XII^e*, FR. *I. S.*
BATAN (M.), Dir., Institut Pyrénéen du Miel, *Ossun* (Hautes-Pyrénées), FR. *Ap.*
BAZIRE (H.), Attachée de Recherches au C. N. R. S., Laboratoire d'Évolution, 105, boulevard Raspail, *Paris-VI^e*, FR. *F.*
BECKER (G.), Dozent, Materialprüfungsamt. Unter den Eichen 87, *Berlin Dahlem*, DE. *I.*
BEIGANG (O.), Balberger Heide 66, *Sonsbeck Ndrhn*, DE, *Ap.*
BERLAND (L.), sous-Directeur, Laboratoire d'Entomologie, 45 bis, rue de Buffon, *Paris-V^e*, FR. *F.* et *V.*
BERNARD (F.), Prof., Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences. *Alger* (Algérie), FR. *F.*
BEUTLER (R.), Prof., Zoologisches Institut der Universität München. Luisenstr. 14, *München 2*, DE. *Ap.*
BIER (K.), Dir., Institut f. Angewandte Zoologie der Universität. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. *F.*
BISCHOFF (H.), Prof., Zool. Museum der Humboldt Universität. Invalidenstr. 43^a, *Berlin N. 4*, DE. *Hy.*
BISGAARD (C.), Kommunelaerer. St. Kongensgade 96^a, *Copenhagen K*, DA. *F.*

- BODENHEIMER (F. S.), Prof., Hebrew University. *Jerusalem*, IS. **P. S.**
- BOETIUS (J.), Assistent, Danmarks Akvarium. Charlottenlund Slotspark, *Charlottenlund*, DA. **Ap.**
- BOISTEL (J.-M.), Laboratoire de Physiologie, Faculté des Sciences. 1, rue Victor-Cousin, *Paris-V^e*, FR. **Ac.**
- BONAVENTURA (G.), Istituto Patologia del libro. Via Milano 72, *Roma*, IT. **I.**
- BONNEMAISON (L.), Dr., Station Centrale de Zoologie agricole. Route de Saint-Cyr, *Versailles* (Seine-et-Oise), FR. **I. S.**
- BORCHERT (A.), Prof., Institut f. Vet. Med. Parasitologie. Reinhardstr. 4, *Berlin N. W.* 27, DE. **Ap.**
- BORGMEIER (P.), Prof. Estrada Rio Grande 2.116, *Jacarépagua*, BR. **Te.**
- BOSELLI (F.), Dott. osservatorio Fitopatologico, *Cagliari*, IT. **F.**
- BÖTTCHER (F. K.), Direktor der Bayer. Landesanstalt für Bienenzucht. Bohlenplatz 21, *Erlangen*, DE. **Ap.**
- VAN BOVEN (J. K. A.), St. Christoffelstraat 2, *Roermond*, NE. **F.**
- BRADLEY (J.-C.), Dpt. of Entomology, Cornell University *Ithaca*, N. Y. U. S. A.
- BRANDT (H.), Dr., Bayerische Landesanstalt f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz. Königinstrasse 36, *München* 23, DE. **F.**
- BRIAN (M. V.), Prof., Furzebrook Research Station. *Wareham*, Dorset, GB. **F.** (et Madame).
- BRIEN (P.), Prof., Université de Bruxelles, Institut Zoologique Torley-Rousseau 50, avenue Fr.-Roosevelt, *Bruzelles*, BE. **P. S.**
- BROWN (W.-L.), Museum of Comparative Zoology, Harvard University, *Cambridge* 38, Mass., U. S. A.
- BRÜNS (H.), Dr. Institut f. Angew. Zoologie der Universität Röntgenring, 10, *Würzburg*, DE. **F.**
- BUCHLI (H.), Laboratoire d'Évolution, 105, boulevard Raspail, *Paris-VI^e*, FR. **I.**
- BUCHNER (R.), Dr., Zoologisches Institut der Universität. Luisenstr. 14, *München* 2, DE. **Ap.**
- BÜDEL (A.), Dr., Versuchsstelle f. Bienenphysik, München. Waldesruhe 20, *München-Grosshadern*, DE. **Ap.**
- BUSNEL (G.), Dr. du Laboratoire de Physiologie acoustique I. N. R. A. *Jouy-en-Josas* (Seine-et-Oise). FR. **Ac.**
- BUTLER (C. G.), Prof., Rothamsted Experimental Station. *Harpenden Herts*, GB. **Ap.**
- BYARS (L.-F.), 48 Terrace Rd., *New Providence*, N. Y., U. S. A.

C

- CABANES (J.), Dr., 91, avenue de la Bourdonnais, *Paris-VII^e*, FR. **Ap.**
- CANDURA (G.), Dr. Osservatorio Fitopatologica per la Ven. *Trident. Bolzano*, IT. **P. S.**
- CARASSO (N.), Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI^e*, FR. **I.**
- CARTHY (J. D.), Dr., Department of Zoology, Queen Mary College. Mile End Road, *London*, E. 1, G.-B. **F.**
- CASTLE (G. B.), Montana State University. *Missoula*, Montana, U. S. A.
- CHANDLER (L.), Entomology Depart., Agricultural Hall, Purdue Univ. *Lafayette*, Indiana, U. S. A.
- CHAUVIN (R.), Directeur de la Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **A.** et **P. S.**
- CHIAROMONTE (A.), Dr., Istituto Agr. per l'Africa Italiana. Via Fibonacci 13, *Firenze*, IT. **I.**
- CHOPARD (L.), Prof., Laboratoire d'Entomologie du Muséum. 45 bis, rue Buffon, *Paris-V^e*, FR. **Ac.**
- CHRISTENSEN (P. H.), Lektor, Privatdocent, Dr., Universitetets Institut for almindelig Zoologi. Universitetsparken 3, *Copenhagen*, DA. **Ap.** et **V.**

- CLÉMENT (G.), Attachée de Recherches, Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI^e*, FR. **I.**
- CLOYD (W. C.), Dr., Depart. of Zoology and Entomology, University of Tennessee. *Knoxville*, Tennessee, U. S. A.
- COBRA (A. P.), R. Boa Morte 1686, *Piracicaba* (Est. São Paulo), BR.
- COGHILL (D.), Dr., P. O. Box. 135, *Stellenbosch*, SA. **I.**
- COLE (A.-C.), Dr., Depart. of Zoology and Entomology, University of Tennessee. *Knoxville*, Tennessee, U. S. A.
- CONSANI (M.), Dr., Via San Nicoló 25, *Firenze*, IT. **F.**
- COSTA LIMA (A. DA), Prof. Caixa Postal 25, *Rio de Janeiro D.F.*, BR. **T.**
- COSTA MACHADO (J.), Escola de Agricultura. Cruz das Almas, *Bahia*, BR.
- COUSIN (G.), Prof., 12, rue Cuvier, *Paris-V^e*, FR. **Ac.** et **I. S.**
- CRANE (J.), New-York Zoological Park, *New York*, N. Y., U. S. A.
- CREIGHTON (W.-S.), Dr., City College, 139 Street and Convent Ave., *New-York*, N. Y., U. S. A.
- GUSCIANNA (N.), Dr., Osservatorio Malat. Piante. Corso Cavallotti, *San Remo*, IT. **F.**

D

- DARCHEN (R. J.), *La Marcellière, par Brézolles* (Eure-et-Loir), FR. **Ap.**
- DELAMARE-DEBOUDEVILLE (C.), Chef de travaux, Laboratoire Arago. *Banyuls-sur-Mer* (Pyrénées-Orientales), FR. **I. S.**
- DELEURANCE (E. P.), Chargé de recherches, Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI^e*, FR. **V.**
- DELMAS (R.), Prof., École Nationale d'Agriculture. *Montpellier* (Hérault), FR. **Ac.**
- DELSOL (M.), Faculté catholique. 21, rue du Plat, *Lyon* (Rhône), FR. **Ph. I. S.**
- DENIS (C. L.), 27, rue Sartoris, *La Garenne* (Seine), FR. **I.**
- DESCHAMPS (P.), 127, rue du Ranelagh, *Paris-XVI^e*, FR. **Ph. I. S.**
- DESNEUX (J.), Dr., 27, rue Montoyer, *Bruxelles*, BE. **I.**
- DREHER (K.), Dr., Versuchsstation des Landesverbandes kurhessischer Imker. Ketzertbach 63 1/2, *Marburg/Lahn*, DE. **Ap.**
- DREYER (W. A.), Department of Zoology. University of *Cincinnati*, Ohio, U. S. A.

E

- EMERSON (A. E.), Prof., Depart. of Zoology, University of Chicago. *Chicago* 27, Illinois, U. S. A. **I.**
- ERNST (E.), Institut tropical Suisse. Socinstrasse 57, *Bâle*, SZ.
- EVANS (H. E.), Prof., Depart. of Entomology, Cornell University. *Ithaca*, New York, U. S. A.
- EVENIUS (J.), Dr., Wiss. Rat, Landesinst. f. Bienenforschung, Wehlstr. 4 a, *Celle*, DE, **Ap.**

F

- FAESTER (K.), Civilingeniör, Strandgade 25, *Copenhagen*, K, DA, **V.**
- FEYTAUD (J.), Prof., Le Poujeau, *Le Taillan-Médoc*, Gironde, FR. **I.**
- FISCHER (R. L.), Prof., Division of Entomology, University of Minnesota. *Saint Paul* 1, Minnesota, U. S. A. **Ap.**
- FLANDERS (S. E.), Prof., Citrus experiment station, Depart. of Biology control, University of California. *Riverside*, California, U. S. A. **Ap.**
- FLEMING (H.), Dr., New York Zoological Park, *New York* 60, N. Y., U. S. A.
- FRINGS (H.), Dr., Depart. of Zoology and Entomology, Pennsylvania State College. *State College*, Pennsylvania, U. S. A. **Ph. I. S.**
- FRISCH (K. von), Prof., Dir. Zoologisches Institut der Universität München. Luisenstr. 14, *München* 2, DE. **Ap.**

G

- GARROUSTE (L.), 19 bis, avenue Baudoin, *Deuil* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
- GELMETTI (L.), Dr., Istituto di Zoologia, Università. *Pavia*, IT. **I.**
- GERVET (J.), Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, 105, boulevard Raspail, *Paris VIIe*, FR.
- GIAVARINI (I.), Prof. Istituto Zooculture, v. s. Giacomo, 8, *Bologna*, IT. **F.**
- GIORDANI-SOIKA (A.), Dr., Istituto Zoologia, Università. *Modena*, IT.
- GHIDINI (G. M.), Dr., Via Montevideo 1-9, *Genova*, IT. **I.**
- GOETSCH (W.), Prof., Zoologisches Institut der Universität Graz. Universitätsplatz 2, *Graz*, Österreich. **I. et F.**
- GOETZE (G.), Prof., Dir. Institut f. Bienenkunde der Universität Bonn. Kronprinzenstr. 16, *Bad Godesberg*, DE. **Ap.**
- GOIDANICH (A.), Prof. Istituto di Entomologia Agraria, Università. *Torino*, IT.
- GONCALVÈS (D. R.), Prof. Caixa Postal 1784, *Rio de Janeiro*, BR. **F.**
- GONTARSKI (H.), Dir., Institut, f. Bienenkunde a. d. Universität Frankfurt/Main in Oberursel/Taunus. *Eichwäldchen*, DE. **Ap.**
- GÖSSWALD (K.), Prof., Institut f. Angewandte Zoologie der Universität Würzburg. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **F. et P. S.**
- GOTHE (H.), Forstmeister. Vorderburg, *Schlitz/Hessen*, DE. **F.**
- GRANDI (G.), Prof., Istituto Entomologia Università. Via F. Re 6, *Bologna*, IT. **F.**
- GRANDORI (R.), Prof., Istituto Entomologia Agraria e Bachicoltura Università. Via Celoria 2, *Milano*, IT. **P. S.**
- GRANT (H. J.), Academy of Natural Sciences, *Philadelphia*, Pa, U. S. A.
- GRASSÉ (P. P.), Prof., Directeur du Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VIIe*, FR. **I.**
- GREGG (R. E.), Dept. of Biology, University of Colorado, *Boulder*, Colo., U. S. A.
- GRIFFIN (D.), Henham gdns Garlinge, *Margate Kent*, G.-B.
- GRIFFIN (F. J.), 29 Bushy Park Gardens, *Teddington*, Middlesex, G.-B.
- GROCKNER (W.), Dr., Humanist. Gymnasium, Sebastianstraße 28, *Weiden/Opf.*, DE. **F.**
- GRISON (P.), Maître de recherches, Station Centrale de Zoologie agricole. Route de Saint-Cyr, *Versailles* (Seine-et-Oise), FR. **I. S.**
- GUIGLIA (D.), Dr., Museo civico storia naturale. Via Br. Liguria 9, *Genova*, IT. **F.**

H

- HAAS (A.), Dr., Dozent., Berchmanskolleg. Biol. Abteilung. *Pullach bei München*, DE. **I. S.**
- HALDANE (J. B. S.), University College London. Gower Street, *London W.C.1*, G.-B.
- HALDANE SPURWAY (H.), same adress.
- HAMBLETON (J.), Chief Div. Bee Culture and Biol. Central, U. S. D. A., Agri. Research Center, Bldg A, *Beltsville*, Md., U. S. A.
- HARRIS (V. W.), Prof., British Museum Nat. Hist. Cromwell Road, *London S.W.7*, G.-B. **I.**
- HASE (A.), Prof., Biologische Zentralanstalt Berlin Dahlem. Archivstr. 15 b, *Berlin Dahlem*, DE. **V.**
- HASKINS (C. P.), Prof., Haskins Laboratories. 305 East 43rd. Street, *New York*, U. S. A. **F.**
- HAYDAK (H.), Dep. of Entomology, University of Minnesota, *Saint-Paul*, Minn., U. S. A.
- HEADLEY (A.-E.), 1727 East 45th Street, *Ashtabula*, Ohio, U. S. A.
- HEPPELL (D.), Stoff C. P. O' S. Mess, H. M. S. Ricasoli. *Malte*, G.-B.
- HERFS (A.), Direktor, Termitenstation der Farbenfabriken Bayer. *Leverkusen*, DE. **I.**
- HEROLD (E.), Pfarrer, Schriftzeiter, Weisses Haus. Post *Untereisenheim Unterfranken*, DE. **Ap.**

- HINTERBERGER (H.), Termitenstation der Desowag, Chemie Gesellschaft m. k. u., *Rheinberg Rhld*, DE. **F.**
- HOFFMANN (C.), Institut f. Angewandte Zoologie der Universität. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **Ap.**
- HOFFMANN (J.), Zool. Institut d. Freien Univ., *Berlin-Döhlem*, Königin-Luisenstr. 1-3, DE, **Ap.**
- HÖJGAARD (M.), Direktör, Danmarks Akvarium. Charlottenlund Slotspark, *Charlottenlund*, DA. **Ap.**
- HOLLANDE (A.), Prof., Laboratoire de Biologie générale, Faculté des Sciences. *Alger* (Algérie), FR. **I.**
- HÖLDOBLER (K.), Dr., Hauptstr. 51/1, *Ochsenfurt/Main*, DE. **F.**
- HÜSING (J. O.), Dr., Privatdocent, Institut f. Landw. Zoologie. Wilhelmstr. 20, *Halle/Saale*, DE. **Ap.**

I

- IMANISHI (K.), Dr. Jinbun Kagaku Labor. of Kyoto University. *Kyoto*, JA. **F. S.**
- ISHIKAWA (R.), Yoyagi-Honmachi, 756 Shibuya-Ku, *Tokyo*, JA. **V.**
- ITO (M.), Entom. Laboratory, Faculty of Agriculture Kyoto University. *Kyoto*, JA. **I. S.**
- IWATA (K.), Prof., Entomological Labor., Hyogo University of Agric. *Sasayama*, Hyogo Pref, JA. **V.**

J

- JOHNSEN (P.), Mag. Scient. Statens Biavlsforsög, « Strödam », *Hilleröd*, DA. **Ap.**
- JOLIVET (P.), Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique. 31, rue Vautier, *Bruxelles 4*, BE. **I. S.**
- JOLY (P.), Prof., Laboratoire de Biologie animale. 12, rue de l'Université, *Strasbourg* (Bas-Rhin), FR. **Ac., Ap. et I. S.**
- JÖRGENSEN (P.), Kommunelaerer. Carl Blochs Allé 1, *Copenhagen, Soborg*, DA. **V.**
- JUCCI (C.), Prof., Istituto di Zoologia « L. Spallanzani ». *Pavia*, IT. **I.**

K

- KAESER (W.), Dr., Institut f. Bienenkunde, Stefan Meier-Str. 26, *Freiburg im Breisgau*, DE. **Ap.**
- KALSHOVEN (L.), Rotonde Weg 2, *Blaricum*, HE. **I.**
- KAWAMURA (S.), Biol. Depart., Institute of Polytechnics Osaka, City Univ. *Osaka*, JA. **F. S.**
- KEMPF (W. W.), Dr., Seminario Santo Antonio, Caixa Postal 32, *Agudos S. P.*, BR. **Ap.**
- KERR (W. E.), Dr., Escola sup. de Agricultura Luis de Queiroz, *Piracicaba, Est. São Paulo*, BR. **Ap.**
- KING (R. L.), Dr., Zoology department, State University of Iowa. *Iowa City*, Iowa, U. S. A.
- KLOFT (W.), Dr., Institut f. Angewandte Zoologie der Universität. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **I., Ap. et F.**
- KOCH (A.), Direktor und Prof., Bundesforschungsanstalt f. Kleintierzucht Dörnbergstrasse 25/27, *Celle*, DE. **Ap.**
- KOCH (A.), Prof., Paul Buchner Institut f. experimentelle Symbiose-Forschung. Luisenstr. 14, *München 2*, DE. **F. et I.**
- KUGLER (H.), Dr., Degenfeldestr. 5, *München 23*, DE. **Ap.**
- KUSNEZOV (N.), Prof., Instituto Miguel Lillo, 205 *Tucuman*, AR.
- KUTTER (H.), Dr., Pharmacien. *Flawill*, Saint-Gall, SZ. **F.**
- KÖHLER (F.), Institut f. Angew. Zoologie d. Univ., Röntgenring 10, *Würzburg*, DE, **Ap.**

L

- LABERGE (W. E.), Depart. of Entomology, University of Kansas. *Lawrence*, Kansas, U. S. A.
- LAFLEUR (L. J.), University of Akron. *Akron*, Ohio, U. S. A.
- LANGE (R.), Dr. Institut für Angew. Zoologie d. Univ., Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **F.**
- LARSSON (S. G.), Dr., Holger Danskes Vej 88, *Copenhagen F*, DA. **F.**
- LAVIE (P. E.), Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
- LE BERRE (J.-R.), Station Centrale de Zoologie agricole. Route de Saint-Cyr, *Versailles* (Seine-et-Oise), FR. **Ac.**
- LECLERCQ (J.), Chef de travaux, Laboratoire de Biochimie de l'Université. 17, place Delcour, *Liège*, BE. **I. S.**
- LECOMTE (J.), Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
- LEDoux (A.), Maître de conférences, Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences. *Toulouse* (Haute-Garonne), FR. **F.**
- LEE (G. O.), Dr., Balboa Junior College. Box 1544, *Balboa C. Z.*, U. S. A.
- LE GROS (A. E.), Esq. 155 Glenferg Road Catford. *London*, G.-B.
- LENGERKEN (H. von), Prof., Dir. Instituts f. Landwirtschaftliche Zoologie der Martin Luther Universität. *Halle-Wittenberg*, DE. **Ph. I. S.**
- LE MASNE (G.), Chef de travaux, Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VIe*, FR. **F.**
- LERICHE (A.), I. F. A. N. *Saint-Louis*, Sénégal, Mauritanie, A. O. F., FR. **I. S.**
- LEWIS (L. F.), Entomological Research Branch, Delta Branch Experiment Station, *Stoneville*, Miss., U. S. A.
- LHÉLIAS (C.), Laboratoire de Génétique évolutive. *Gif-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
- LINDAUER (M.), Dr., Zoologisches Institut der Universität München, Luisenstr. 14, *München 2*, DE. **Ap.**
- LLAMAS (L. R.), Direct., Instituto Biología. Casa del Lago, *Chapultepec*, Mexico, U. S. A.
- LOUVEAUX (J.), Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
- LUKOSCHUS (F.), Dr. Bundesforschungsanst. f. Kleintierzucht, Dörnbergstr. 25-27, *Celle*, DE. **Ap.**
- LÜSCHER (M.), Dr., Zool., Institut d. Universität *Bern*. SZ. **I.**

M

- MAGNENAT (C.), 6, rue de la Ferme, *Genève*, SZ. **Ap.**
- MAINA (B. A.), Dept. of Biology, Chicago Junior College, Crane Branch, *Chicago*, 12, Ill., U. S. A.
- MALLACH (N.), Dr., Bayerische Landesanstalt f. Pflanzenbau und Pflanzenschutz. Königinstr. 36, *München 23*, DE. **Ap.**
- MANUNTA (C.), Prof., Istituto di Biologia e Zoologia generale, *Sassari*, IT. **F.**
- MARÉCHAL (P.), Prof., 48, rue de Campine, *Liège*, BE.
- MARKL (W.), Dr., Naturhistorisches Museum. Augustinergasse 2, *Basel*, SZ. **I. S.**
- MARUYAMA (K.), Zoological Institute, Faculty of Science, Tokyo Univ. *Tokyo*, JA. **Ph. I. S.**
- MARTELLI (M.), Prof., Istituto Entomologia Agraria. Piazza conte Moriana 8, *Sassari* IT. **P. S.**
- MATHEWSON (J. A.), Dept. of Agric. and Conservation, State of Rhode Island, 83 Park Street, *Providence*, R. I., U. S. A.
- MATHIS (M.), Dr., Institut Pasteur. *Tunis* (Tunisie), FR. **Ap.**
- MAUERMAYER (G.), Dr., Böcklinstr. 60, *München 19*, DE. **Ap.**

- MELIS (A.), Dr., Stazione Entomologia Agraria. Via Romana 15-17, *Firenze*, IT. **P. S.**
 MEYER (G.), Dr., Bundesforschungsanstalt für virus Krankheiten der Tiere, *Tubingen*, DE. **F.** et **I.**
 MEYER (W.), Dr. Zool. Inst. d. Freien Univ. Königin-Luisenstr. 1-3, *Berlin-Dahlem*, DE. **Ap.**
 MICHENER (C. D.), Prof. Depart. of Entomology, University of Kansas. *Lawrence*, Kansas, U. S. A.
 MILLER (E. M.), Dr., Depart. of Zoology, University of *Miami*. Coval Gables Florida, U. S. A.
 MOREAUX (R.), Dr., 20, rue Verlaine, *Nancy* (Meurthe-et-Moselle), FR. **Ap.**
 MORLEY (D. W.), 14 Downshire Hill. *Hampstead N. W.* 3, G.-B. **F.**
 MOSERK (J.-C.), 1335 Elm wood Ave., *Columbus*, Ohio, U. S. A.
 MOURE (J. S.), Dr., C. P. 153. *Curitiba*, Est. Parana, BR. **Ap.**
 MUIR (D.), Dr., Depart. of Zoology, The University. *Glasgow W.* 2, G.-B. **F.**

N

- NOGUEIRA (N. P.), Dr. Av. Cidade Jardim 264, *São Paulo*, BR. **Ap.**
 NOIROT (C.), Maître de Conférences, Laboratoire d'Évolution, 105, boulevard Raspail, *Paris-VI^e*, FR. **I.**
 NÖSTVIK (E.), Knivholtvej 5, *Copenhagen*, DA. **V.**

O

- OHGUSHI (R.), Zool. Inst., Coll. Sc., Kyoto University. *Kyoto*, JA. **Ap.**
 O'ROURKE (F. J.), Med. entomologist, Division of Entomology, Depart. of Agriculture. *Ottawa*, CA.

P

- PAIN (J.), Laboratoire de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
 PALM (N. B.), Prof., Zoological Institut, University. *Lund*, SW. **I. S.**
 PARDI (L.), Prof., Istituto di Zoologia, Università. Via Volta 4, *Pisa*, IT. **V.**
 PARK (O.), Depart. of Zool., Northwestern University, *Evanston*, Illinois, U. S. A.
 PASQUIER (R.), Prof., Institut Agricole d'Algérie. Maison Carrée, *Alger* (Algérie), FR. **Ac.**
 PATRIZI (A.), Prof. P. Farnese 51, *Roma*, IT. **F.**
 PAULIAN (R.), Dr., Institut de Recherches scientifiques de Madagascar. B. P. 434, *Tananarive* (Madagascar), FR. **I. S.**
 PAVAN (M.), Dr., Istituto di Anatomia comparata, Università. *Pavia*, IT. **F.**
 PESSON (P.), Prof., Institut National Agronomique. 16, rue Claude-Bernard, *Paris-V^e*, FR. **I. S.**
 PICKENS (A. L.), Prof., Queens College. *Charlotte* 7, North Carolina, U. S. A. **I.**
 POOLE (T. B.), 19 Lynton Avenue, Toller Lane, *Bradford*, Yorks, G.-B. **Ap.**

Q

- QUÉNU (C.), Laboratoire d'Évolution. 105, boulevard Raspail, *Paris-VI^e*, FR. **Ap.**

R

- RABAUD (E.), Prof., Laboratoire de Biologie expérimentale, Faculté des Sciences. 1, rue Victor-Cousin, *Paris-V^e*, FR. **P. S.**
 RAIGNIER (S.-J.), Prof. 11, rue des Récollets, *Louvain*, BE. **F.**
 RAMBIER (A.), Laboratoire de Faunistique. I. N. R. A., École Nationale d'Agriculture. *Montpellier* (Hérault), FR. **Ac.**

- RAMIREZ (G. C.), Serviço Defesa agrícola, Secretaria de Agricultura. *Porto Alegre, R. G. S., BR. I. S.*
- REICHENSBERGER (A.), Prof., Zoologisches Institut. Buschstr. 22, *Bonn/Rhein, DE. My. et Te.*
- REMAUDIÈRE (G.), Institut Pasteur. 28, rue du Docteur-Roux, *Paris-XV^e, FR. Ac.*
- REYMOND (A.), Institut scientifique chérifien. Avenue Biarnay, Rabat (Maroc), *FR.*
- RETTEMEYER (C.), Dept. of Entomology, University of Kansas, *Lawrence, Kansas, U. S. A.*
- RETTEMEYER (C.), 64 Wilcox Avenue, *Meriden, Connecticut, U. S. A.*
- RHEIN VON (W.), Dr., Lehr und Forschungsanstalt f. Wein-Obst und Gartenbau. *Geisenheim/Rhein, DE. Ap. et I. S.*
- RICHARD (G.), Maître de Conférences, Faculté des Sciences, *Rennes (I.-et-V.), FR. I. et I. S.*
- ROBERTS (W. C.), 102 King Hall, University of Wisconsin, *Madison, Wis., U. S. A.*
- ROEDER (K. D.), Dr., Tufts College. *Bedford, Massachusetts, U. S. A.*
- RÖSSLER (P.), Prof., Forschungsstelle f. erdelose Pflanzenzucht. *Muggensturm/Baden, DE. F.*
- ROUBAUD (C.), Prof., Institut Pasteur. 96, rue Falguière, *Paris-XV^e, FR. Ap. et P. S.*
- ROZIÈRES (E.), 68, avenue de Clichy, *Paris-XVII^e, FR. Ap.*
- RUSSO (G.), Dr., Istituto di Entomologia Agraria, Università. *Portici, IT. P. S.*

S

- SAKAGAMI (S.), Zool. Inst., Fac. Sc., Hokkaido University. *Sapporo, JA. Ap.*
- SALFI (M.), Dr., Istituto di Zoologia, Università. *Napoli, IT. I. S.*
- SALLEE (R. M.), Western Illinois, State College, *Macomb, Illinois, U. S. A.*
- SANTIS (L. de), Facultad de Ciencias Naturales y Museo Ciudad Eva Peron, *AR.*
- SANTOS (G. R. dos), A/C. Warwick E. Kerr. Escola sup. Agric. Luis de Queiroz, *Piracicaba, Est. São Paulo, BR.*
- SCHALLER (F.), Assistant, Laboratoire de Biologie générale, Faculté des Sciences. *Strasbourg (Bas-Rhin), FR. Ap.*
- SCHERBA (G.), Depart. of Zoology, University of Chicago. *Chicago, Illinois, U. S. A.*
- SCHMIDT (H.), Dr., Bundesanstalt f. Forst und Holzwirtschaft. *Wentorf bei Reinbek (Bez. Hamburg), DE. I.*
- SCHMITZ (PATER H.), Dr., Aloisiuskolleg, Museum Wasmannianum. Elisabethst. 18, *Bad Godesberg, DE. My. et Te.*
- SCHNEIRLA (T. C.), Prof., Depart. of Animal Behavior, American Museum of Nat. Hist. 79th. Street, Central Park West, *New York 24, N. Y., U. S. A. F.*
- SCHÖTT (T.), Cand. mag., Dronninggaards Allé 50, *Holte, DA. Ap.*
- SCHUA (L.), Dr., Zoologisches Institut der Universität München. Luisenstr. 14, *München 2, DE. Ap.*
- SCHULZ (E.), Dr., Institut f. Bienenkunde, Abteilung des Instituts f. Tierzüchtung und Haustiergenetik. Lentze Allee 86, *Berlin-Dahlem, DE. Ap.*
- SCHWARZ (H.), Depart. of Insects and Spiders, American Museum of Nat. Hist. 79th. Street, Central Park West, *New York 24, N. Y., U. S. A. Ap. et P. S.*
- SCULLEN (H. A.), Dept. of Entomology, Oregon State College, *Corvallis, Oregon, U. S. A.*
- SEEVERS (C. H.), Dr., Roosevelt College. 430 S. Michigan avenue, *Chicago 2, Illinois, U. S. A.*
- SERVADEI (A.), Prof. Ist. Entom. Università, *Padova, IT. F.*
- SHAPLEY (H.), Dr., Harvard College Observatory. *Cambridge, Massachusetts, U. S. A.*
- SHIBUYA (K.), Zool. Inst., Coll. Sci., Kyoto Univ. *Kyoto, JA. V. et F.*
- SHIDA (T.), Anatomical Inst., Tokyo medical Fac. *Tokyo, JA. V.*
- SIMEONE (J. B.), Dr., New York State College of Forestry. *Syracuse, N. Y., U. S. A.*
- SMITH (M. R.), United States National Museum. *Washington, D. C., U. S. A.*
- SNYDER (T. E.), United States National Museum. *Washington, D. C., U. S. A.*
- SIETH (H.), Division of Life Sciences. University of California, *Riverside, California, U. S. A.*

- SPRINGHETTI (A.), Dr., Istituto di Zoologia « L. Spallanzani ». *Pavia*, IT. **I.**
 SOULARD (R.), « Soumayon », *Sausset-les-Pins* (Bouches-du-Rhône), FR. **Ap.**
 SOULIÉ (J.), Faculté des Sciences. Allées Saint-Michel, *Toulouse* (Haute-Garonne), FR. **Ap.**
 STAMMER (H. J.), Prof., Zoologisches Institut. Universitätsstr. 18, *Erlangen*, DE. **I. S.**
 STELLA (E.), Istituto di Zoologia, Università. Via Regina Margherita 306, *Roma*, IT.
 STEPHEN (W. A.), State College Station, *Raleigh*, N. Car., U. S. A.
 STEPHEN (W. P.), Oregon State College, *Corvallis*, Oregon, U. S. A.
 STUMPER (R.), Ingénieur chimiste. 94, rue du Fossé, *Esch-sur-Alzesse*, LU. **F.**
 STUTE (K.), Dr., Bundesforschungsanstalt f. Kleintierzucht. Dörnbergstrasse 25/27, *Celle* (20 a), DE. **Ap.**
 SWEENEY (R. C. H.), Min. of Agriculture, *Kadugli*, Kordofan Prov., A. E. Sudan, Africa.

T

- TACCHINI (I.), Dr., Sale Marasino, *Brescia*, IT. **I.**
 TAKAMATSU (Y.), Biological Laboratory, Nagoya City University, *Nagoya*, JA. **Ph. I. S.**
 TALBOT (M.), Lindenwood College, *St. Charles*, *Missouri*, U. S. A.
 THORPE (W. H.), Prof., Zoological laboratory. Downing Street, *Cambridge*, G.-B.
 TOUMANOFF (C.), Dr., 8, avenue de la Porte-de-Châtillon, *Paris-XIV^e*, FR. **Ap.**
 TRABERT (PATER C.), Karl., Jarrestr. 152, *Duisburg*, DE. **F.**
 TSUNEKI (K.), Prof., Biol. Lab., Fukui Univ., Makinoshima-Machi, *Fukui*, JA. **Hy.**
 TULLOCH (G. S.), Department of Biology, Brooklyn College, *Brooklyn*, N. Y., U. S. A.

U

- UCHIDA (T.), Prof., Zool. Inst., Fac. Sc., Hokkaido University. *Sapporo*, JA. **Ap.**
 UENO (S.), Zool. Inst., Coll. Sci., Kyoto University, *Kyoto*, JA. **My, Te.**
 ULRICH (W.), Prof., Dr., Dir., Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin. Königin Luisestr. 1-3, *Berlin-Dahlem*, DE. **Ap. et I.**
 UMESAO (T.), Biol. Depart., The Institute of Polytechnics, Osaka City Univ. *Osaka*, JA. **P. S.**
 UTIDA (S.), Prof., Entom. Laboratory, Coll. of Agriculture, Kyoto University. *Kyoto*, JA. **P. S.**

V

- VALENTINI (S.), Prof., Lycée Carnot. 56, boulevard Vauban, *Tunis*, FR. **F.**
 VANDEL (A.), Prof., Laboratoire de Zoologie, Faculté des Sciences. *Toulouse* (Haute-Garonne), FR. **F.**
 VARANI (A.), Dr., Istituto di Zoologia « L. Spallanzani ». *Pavia*, IT. **I.**
 VAYSSIÈRE (P.), Prof., Laboratoire d'Entomologie agricole coloniale, Muséum. 57, rue Cuvier, *Paris-V^e*, FR. **Ac.**
 VENTURI (V.), Dr., Istituto di Entomologia Agraria, Università. *Pisa*, IT. **F.**
 VERDIER (M.), Assistant, S. P. C. N., 12, rue Cuvier, *Paris-V^e*, FR. **Ac.**
 VERGÉ (J.), Ingénieur, Station de Recherches apicoles. *Bures-sur-Yvette* (Seine-et-Oise), FR. **Ap.**
 VERNALHA (M.), Caixa Postal 7119, *São Paulo*, BR.
 VIAUD (G.), Prof. Laboratoire de Psychophysiologie, Faculté des Sciences, *Strasbourg* (Bas-Rhin), FR.
 VLEUGEL (D. A.), A. de Haenstraat 53 's-Gravenhage, NE. **I. S.**

W

- WAHL (O.), Dr., Lehr. und Versuchsanstalt f. Bienenzucht und Seidenbau. Wilhelm-Roserstr. 25, *Marburg/Lahn*, DE. **Ap.**

- WEAVER (N.), Depart. of Entomol. Texas Agricultural Experiment Station, College Station, Texas, U. S. A.
- WEBER (N. A.), Dept. of Biology, Swarthmore College, *Swarthmore*, Pa., U. S. A.
- WEESNER (F. M.), Depart. of Zool. University of *California*, *Berkeley*, Californie, U. S. A.
- WEIDNER (H.), Dr., Privatdocent, Kustos, Zool. Staatsinstitut und Zoologisches Museum Hamburg. Bornplatz 5, *Hamburg* 13, DE. **I**.
- WEIR (J.), Depart. of Zoology, The University. *Glasgow W. 2*, G.-B. **F**.
- WELLENSTEIN (G.), Dr., Docent Forstschutzstelle Südwest. *Ringingen* bei Ulm/Donau, DE. **F**.
- WEYER (F.), Prof., Bernhard Nocht-Institut f. Schiffs- und Tropenkrankheiten, Tropeninstitut. *Hamburg* 4, DE. **F**. et **I**.
- WHEELER (G. C.), University of North Dakota, Grand Forks, **N. Dak.**
- WHELDEN (R. M.), Dr., Haskins Laboratory, Union College. Schenectady 8, *New York*, U. S. A.
- WILLINK (A.), Instituto Miguel Lillo, University Nacional de *Tucuman*, AR.
- WILSON (E. O.), Biol. Lab. Harvard University, *Cambridge*, Massachusetts, U. S. A.
- WING (M.), Dept. Zoology and Entomology, North Carolina State College, *Raleigh*, N. C., U. S. A.
- WOHLFAHRT (Th. A.), Prof., Zoologisches Institut der Universität Würzburg. Röntgenring 10, *Würzburg*, DE. **F**.
- WOHLGEMÜTT (E.), Dr., Dir. Nieders. Landes. Inst. f. Bienenforschung Wehlstraße 4 a, *Celle*, DE. **Ap**.
- WOLF (H.), Cappel 138, *Marburg/Lahn*, DE. **F**.
- WOLTHERS (P.), Cand. mag., Slotsgade 6, *Hilleröd*, DA. **Ap**.

Y

- YAMAMOTO (S.), Ōi Kareko-Chō. 5840, Shinagawa-Ku, *Tokyo*, JA. **V**.
- YAMANAKA (M.), 13, 5, Nagasaki, *Toshima-Ku*, Tokyo, JA.
- YASUMATSU (K.), Entom. Lab. Fac. of Agric., Kyushu Univ., *Fukuoka*, JA. **Hy**.
- YOSHIKAWA (K.), Biol. Dep., Inst. Polytechnics, Osaka City University. *Osaka*, JA. **V**.
- YOUNG (J.), 415 West 7th Street, *Stillwater*, Oklahoma, U. S. A.

Z

- ZANDER (E.), Prof. em., Raths Zbergerstr. 7, *Erlangen*, DE. **Ap**.
- ZAPPI RECORDATI (L.), Dott., v. Regina Margherita 199, *Roma*, IT. **F**.
- ZOLOTAREVSKY (B.), Dr., 9, impasse des Acacias, *Le Perreux* (Seine), FR. **Ac**.
- ZWÖLFER (W.), Prof., Institut f. angewandte Zoologie. Amalienstr. 52, *München* 13, DE. **P. S**.

Liste alphabétique des collectivités membres de l'U. I. E. I. S.

1. *American Museum of Nat. Hist., library*, Central Park West at 79th., *New York* 24, U. S. A.
2. *Argus de la Presse*, 37, rue Bergère, *Paris-IX*^e.
3. *Bibliothèque du Laboratoire d'Évolution*, 105, boulevard Raspail, *Paris-VI*^e.
4. *Bibliothèque nationale*, Régie du dépôt légal des périodiques, rue Richelieu, *Paris*.
5. *Bibliothèque de la Station Biologique des Eyzies*, *Les Eyzies* (Dordogne), France.
6. *Bibliothèque de l'Université*, *Lund*, Suède.
7. *Brooklyn College library*, Bedford avenue and avenue H, Brooklyn, *New York*, U. S. A.

8. *Établissement fédéral d'industrie laitière, Section Apiculture, Liebefeld-Berne, Suisse.*
 9. *Flory Jean*, bibliothécaire, 13, rue de Buci, *Paris-VIe.*
 10. *Harvard University library, Cambridge, Massachusetts, U. S. A.*
 11. *Harvard Tilton memorial library, Audubon Place and Freret Street, New Orleans, Louisiana, U. S. A.*
 12. *Institut Pyrénéen du Miel, Ossun (Hautes-Pyrénées), France.*
 13. *Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Entomologie, 31, rue Vautier, Bruxelles.*
 14. *Library Department of agriculture, University of Minnesota, University Farm, Saint-Paul, Minnesota, U. S. A.*
 15. *Library, Oregon state College, Corvallis, Oregon, U. S. A.*
 16. *Martinus Nijoff, Lange Voorhout 9, La Haye, Pays-Bas.*
 17. *National Institutes of Health, library, Bethesda, Maryland, U. S. A.*
 18. *Office of the Forest research institute and Colleges, P. O., New Forest (Dehra Dun), U. P. India.*
 19. *Ohio State University, library, Columbus 17, Ohio, U. S. A.*
 20. *Periodical division, University of Illinois, library, Urbana, Illinois, U. S. A.*
 21. *The Bee Research Association, 55 Newland, Hull, York, G.-B.*
 22. *Tulane University library, New Orleans, Louisiana, U. S. A.*
 23. *University of Kansas, Periodical Depart. library, Lawrence, Kansas, U. S. A.*
 24. *University of Minnesota, library, Minneapolis, Minnesota, U. S. A.*
 25. *University of Wisconsin, Biological library, Madison, Wisconsin, U. S. A.*
-

PROGRAMME TO BE SPONSORED BY THE NORTH AMERICAN SECTION, U.I.E.I.S, AT THE ANNUAL MEETINGS OF THE AMERICAN ASSOCIATION FOR THE ADVANCEMENT OF SCIENCE, 1954, UNIVERSITY OF CALIFORNIA, BERKELEY, CALIF.

TUESDAY AFTERNOON, DEC. 28

2.00 p.m.; Room 2003, Life Sciences Buildings; International Union Announcements, T.C. Schneirls.

2.15 p.m.; *Symposium: Colony Organization and Related Processes in Social Insects.*

Frances M. WEESNER, University of California (Berkeley), *Presiding.*

1. Bee Diseases as a Factor in the Life and Behavior of the Colony.

John E. ECKERT, University of California (Davis). (30 min.)

2. Organization of the Incipient Termite Colony.

Frances M. WEESNER, University of California (Berkeley). (30 min.)

3. Aspects of Organization in Established Termite Colonies.

Cordon B. CASTLE, University of Montana. (30 min.)

4. Colony Organization in the Terrestrial Army Ants.

T.C. SCHNEIRLA, American Museum of Natural History. (30 min.)

President: T. C. SCHNEIRLA, *American Museum of Natural History, New York.*

Secretary: Robert E. GREGG, *University of Colorado, Boulder (Col.).*

Advisory Committee: Alfred E. EMERSON, *University of Chicago;* Caryl P. HASKINS, *Haskins Laboratory, New York City;* Charles D. MICHENER, *University of Kansas, Lawrence (Kans.);* Herbert F. SCHWARZ, *American Museum of Natural History, New York.*

**COMPTE RENDU DE LA RÉUNION
DE LA SECTION FRANÇAISE DE L'U. I. E. I. S.**

(17 novembre 1954)

Présents: MM. GRASSÉ, Président, RICHARD, Secrétaire, BOISTEL, BUCHLI, M^{lle} CARASSO, M. CHAUVIN, M^{lle} CLÉMENT, MM. DELEURANCE, DENIS, DESCHAMPS, LAVIE, LECOMTE, LE MASNE, LOUVEAUX, NOIROT, M^{lles} PAIN, QUÉNU, M. VUILLAUME.

Excusés: MM. BILLIOTTI, BUSNEL, GRISON, LE BERRE, MOREAU.

M. GRASSÉ ouvre la séance en communiquant quelques informations sur l'activité du Bureau :

— Les efforts pour la constitution de nouvelles sections nationales se poursuivent.

— Le bulletin *Insectes sociaux* continue de paraître régulièrement. Le n° 4 de 1954, retardé quelque peu par la période des vacances, sera adressé aux abonnés vers le 20 novembre. Le n° 1 de 1955 est actuellement à la mise en pages et nous avons déjà reçu de la copie pour le n° 2. M. GRASSÉ insiste pour que les membres de la Section française continuent à adresser leurs notes originales et les analyses de leurs travaux à la rédaction du bulletin.

M. RICHARD précise que le bulletin compte actuellement environ 250 abonnés, mais seulement 90 membres de l'Union parmi ces abonnés. Il demande que les membres de la Section française fassent un effort d'abonnement et de recrutement.

M. CHAUVIN demande s'il est possible de publier de gros mémoires sous la forme de « suppléments au bulletin ». La question va être étudiée à nouveau, en fonction des possibilités matérielles d'édition.

Au sujet du Symposium de Würzburg, M. GRASSÉ remercie à nouveau la Section allemande, qui a bien voulu se charger du travail matériel d'organisation. Des programmes provisoires trilingues ont été adressés à tous les membres de l'Union. Malheureusement une erreur matérielle a fait écrire que le Symposium se tiendrait entre le dimanche 2 et le mercredi 5 avril ; les dates exactes sont *dimanche 3* et *mercredi 6 avril*.

Sur proposition de M. CHAUVIN, la Section française demande à la Section allemande s'il ne serait pas possible de remplacer une des séances de communications par une séance consacrée à la discussion d'un problème important. Après un échange de vues, l'unanimité se fait sur le sujet suivant : « Les sexuels de remplacement dans les Sociétés d'*Insectes* ».

La Section française suggère que MM. GRASSÉ, CHAUVIN, LEDOUX, LE MASNE, NOIROT, en particulier, pourraient intervenir dans la discussion d'un tel rapport.

Pour clôturer cette fructueuse discussion, M. GRASSÉ appelle les Français à participer nombreux au Symposium. Il demande que tous ceux qui désirent se rendre à Würzburg le fassent savoir avant le 15 décembre à M. RICHARD, afin d'entreprendre au plus vite des démarches auprès des Relations culturelles pour le financement du voyage.

M^{lle} PAIN expose ensuite les résultats de ses travaux sur « L'influence des reines mortes sur le développement ovarien de jeunes ouvrières d'Abeilles ».

Ce rapport sera publié *in extenso* dans le bulletin *Insectes sociaux*, tome II, n° 1, 1955.

TRAVAUX PUBLIÉS PAR DES MEMBRES DE L'UNION

1954. SCHNEIRLA (T. C.), BROWN (R. Z. and F. C.). — **The bivouac or Temporary Nest as an Adaptive Factor in certain Terrestrial Species of Army Ants** (*Ecological Monographs*, **24**, 269-296).

In *Eciton hamatum* and *E. burchelli* the establishment and the ecological properties of the temporary nest were studied on Barro Colorado Island, Panama, C. Z., during rainy and dry seasons of different years. Records of bivouac types and locations are compared for species, activity condition and season. In these species the bivouacs, formed as hanging masses of clustered workers, differ according to the colony's activity phase. The standard terrestrial *Eciton* bivouac type, a modified cylinder, is discussed with its variations in relation to the properties of worker behavior.

Bivouacs of the nomadic phase are mainly exposed, and are formed in a new situation after each day's raid, whereas in the statary phase a single nest is held for about three weeks, generally sheltered within some natural cavity. Sheltered bivouacs are more frequent during the dry season in both activity phases than during the rains (especially in *E. hamatum*); arboreal bivouac sites are taken more frequently by *E. burchelli* than by *hamatum*, especially in the rainy season. The greater frequency of elevated bivouacs in the rainy season and of subterranean bivouacs in the dry season, in both species, is attributed to differences in the general behavior of workers rather than specifically to a discrimination of atmospheric differences.

The typical forest environment of terrestrial species of *Eciton* is described ecologically from hygrothermograph records, as to the daily course of events, and seasonal differences are indicated. It is significant that, in these terrestrial *Eciton* species when nomadic, emigration and transportation of the larval brood occur after dusk, the time of day when temperature and humidity are most nearly uniform throughout the general habitat and nearest the brood optimum. Several series of intra-bivouac temperature readings were taken, with environmental controls, through various diurnal sequences as well as through complete activity cycles in two colonies. In the nomadic phase, intra-bivouac temperatures almost without exception were found higher than outer temperatures by 1-2° C. or more, and in both activity phases, were considerably less variable from hour to hour than were environmental temperatures. Throughout the nomadic phase, temperature varies less within the bivouac than in the outer atmosphere. The intra-bivouac microclimate is even more stable in statary bivouacs, in which it is almost independent of environmental fluctuations. Relative humidity appears to be the most critical environmental atmospheric factor for the *Ecitons*, especially near the extremes. In controlled laboratory tests, the lethal point for workers of *E. hamatum* was found to lie between 50 and 60 % R. H., with the workers minimally least susceptible and the workers major most susceptible.

The bivouac is discussed in relation to the environmental adaptivity of a colony. Bivouacs tend to be located at sites closer to the species optimum in their atmospheric properties than randomly selected places in the general environment. This fact is considered an indirect outcome of worker behavior in the diurnal routine of raiding and emigration, rather than being due to discriminative responses to atmospheric conditions.

Once established, bivouacs function as dynamic sheltering devices, readjustive within limits to local environmental disturbances (e. g., to sun flecks). Through affording a stable microclimate for brood development, the bivouac serves as an indispensable factor promoting a regular cyclic function in colonies of terrestrial *Eciton* species.

Published in France.

Le Gérant : GEORGES MASSON.

Dépôt légal 1955 - 1^{er} trimestre - N° d'ordre : 2140 - MASSON et C^{ie}, éditeurs, Paris

Imprimé par l'Imp. Crété, à Corbeil-Essonnes (Seine-et-Oise), France
Dépôt légal 1955 - 1^{er} trimestre - n° d'ordre : 5717

NOTE POUR LES AUTEURS

- 1° *Insectes sociaux* publie des mémoires originaux, des notes ou des revues concernant les problèmes relatifs aux insectes sociaux.
- 2° Les auteurs reçoivent gratuitement 50 tirés à part.
- 3° Les manuscrits doivent être adressés à l'un des membres du Comité de rédaction, qui les transmettra au secrétaire.
- 4° Les textes remis pour l'impression doivent être dactylographiés. Leur forme sera considérée comme définitive, et leur étendue ne pourra pas dépasser 20 pages dactylographiées (*), illustration comprise.
- 5° L'illustration des articles est libre. Toutefois le secrétaire se réserve le droit de demander la suppression des figures dont le nombre serait jugé excessif. Les figures au trait sont à la charge de la revue. Les planches, les photographies sont à la charge des auteurs, à l'exception de celles que le secrétaire jugerait pouvoir prendre au compte de la revue. Les documents doivent être fournis prêts à cliquer.
- 6° Les légendes des figures doivent être indépendantes des documents d'illustration.
- 7° Chaque article doit être accompagné d'un sommaire qui en résume les points essentiels. Il sera joint une traduction de ce sommaire en deux autres langues.
- 8° La disposition de la bibliographie doit être conforme aux règles suivantes de présentation :

Date. Nom (prénom). — Titre de l'article (titre du périodique. Année. Numéro du tome, pages de début et de fin de l'article).
- 9° Les épreuves sont adressées aux auteurs pour correction. Elles doivent être retournées SANS DÉLAI au secrétaire : G. Richard, 105, boulevard Raspail, Paris-VI^e (France).

(*) 28 lignes de 67 caractères par page.

FILED IN STACKS

~~FILED IN 1956~~



Publication périodique trimestrielle.